ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 76

1

ЯНВАРЬ



„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

№ 1—12



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *У. В. Емельянова* и *Г. А. Самаковская*

Сдано в набор 09.10.90. Подписано к печати 21.03.91. Формат $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Фотонабор. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.65.
Усл. кр.-отт. 14.05. Уч.-изд. л. 16.44. Тираж 1750. Тип. зак. 781. Цена 2 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.45 : 58.04

И. М. Кравкина

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ НА СТРУКТУРУ ЛИСТА

I. M. KRAVKINA. THE INFLUENCE OF ATMOSPHERIC POLLUTIONS ON THE LEAF STRUCTURE

На основании обобщения литературных данных и результатов собственных исследований дан анализ влияния атмосферных загрязнителей на структуру листа как в природе, так и в экспериментальных условиях. Обсуждаются вопросы поражения листьев атмосферными загрязнителями. Приведены данные по влиянию атмосферных загрязнителей на поверхность листа, кутикулярный покров и эпикутикулярный воск. Обсуждаются пути поступления загрязнителей в лист. Большое внимание уделено исследованию ультраструктурных изменений, происходящих в протопластах клеток листьев растений, подвергшихся воздействию атмосферных загрязнителей.

Проблема сохранения растительных ресурсов земли выдвигает на передний план изучение влияния загрязнения воздуха на растения. Необходимым звеном таких исследований является изучение структуры растительных тканей, подвергшихся воздействию атмосферных загрязнителей, наиболее распространенными из которых являются SO_2, NO_x, O_3, HF. Наряду с исследованиями в условиях эксперимента, когда материал помещается в фумигационные камеры, а дозы и время воздействия поллютанта строго контролируются, проводится изучение структуры растений, произрастающих как в непосредственной близости от источников атмосферного загрязнения, так и на значительном расстоянии от них.

Все исследования показывают неоднородность реакции листьев растений и участков одного листа на воздействие атмосферных загрязнителей. Так, на листьях ряда деревьев: белой акации *Robinia pseudoacacia*, кизила *Cornus sanguinea*, катальпы *Catalpa bignoniodes*, липы *Tilia tomentosa*, граба *Carpinus betulus* и дуба *Quercus petraea*, растущих на расстоянии 1 км от металлического завода в условиях загрязнения атмосферы SO_2, окислами азота и другими газами, наблюдались пожелтевшие и побуревшие участки (Strirban et al., 1979). На расстоянии 10 км и даже 30 км от медно-никелевого комбината в первых числах августа 1988 г. мы наблюдали варьирование поражения на расположенных на одном побеге листьях березы *Betula pubescens*, от точечных некрозов до некрозов, занимающих 80—90 % листовой пластинки. В одной и той же серии экспериментов при изучении влияния SO_2 на лист тополя *Populus deltoides* на одном растении встречались как сильно поврежденные листья с некротическими пятнами, занимающими до 50 % и более площади листа, так и листья, полностью лишенные видимых признаков повреждения (Данилова и др., 1987). При этом некротические пятна чередовались со здоровыми на вид участками ткани и распределялись на пластинке листа самым различным образом. Подобный же характер повреждений, вызванных озоном, описан R. Noble с соавторами (1980) у листьев черенков гибрида *Populus deltoides×trichocarpa*. Черенки ежедневно по 12 ч в течение 21 дня обрабатывали озоном. Визуальное определение степени повреждения выявило 3 группы листьев: в первой группе повреждения отсутствуют, тогда как в последней некротические пятна покрывают более 50 % листовой поверхности.

Некоторые авторы считают, что различие в реакции листьев одного и того же растения связано с возрастом. Однако данные о влиянии возрастного состояния листа на его устойчивость к загрязнителям довольно противоречивы. Так, в опытах P. Krol с соавторами (1982) у двух объектов обнаружена различная реакция молодых и старых листьев на загрязняющие газы (NO_2, O_3, SO_2). У клевера *Trifolium repens* после обработки газами повреждались вначале старые листья, а затем молодые, а у подорожника *Plantago major* прежде всего поражались молодые листья. У тополя *Populus deltoides* строгой закономерности в реакции листьев на SO_2 в зависимости от возраста обнаружено не было (Данилова и др., 1987).

Не вызывает сомнения, что реакция тканей листьев на атмосферные загрязнители зависит и от концентрации последних, и от устойчивости данного растения к повреждающему агенту. Согласно H.-J. Jäger и H. Klein (1980), скорость поглощения SO_2 тканями листа представляет собой функцию градиента концентрации, направленного от поверхности внутрь листа, и сопротивления к потоку SO_2, которое складывается из аэродинамического, кутикулярного, устьичного и внутреннего сопротивлений. Как показали V. Black и M. Unsworth (1979), концентрация SO_2 в среде и сопротивление устьиц являются определяющими факторами при поступлении в растение. Во многих других экспериментах показано влияние SO_2 на устьичное сопротивление, а также изменение реакции открывания—закрывания устьиц при различных концентрациях загрязнителя и различной продолжительности его действия (Biscoe et al., 1973; Noland, Kozlowski, 1979; Brenninger, Tranquillini, 1983). В связи с этим устьица рассматриваются как основной путь поступления SO_2 в растение. Отсюда напрашивается предположение о том, что неравномерное распределение устьиц может быть ответственным за поступление SO_2 и других загрязнителей в ткани и соответственно может быть одной из причин неоднородности ответных реакций отдельных участков листа на повреждающий фактор. Однако это предположение не подтверждается экспериментальными данными. Так, у листьев *Betula pendula* связи некротических участков с устьицами не выявлено (Stölzer, 1980). Альтернативное предположение сводится к различию реакции отдельных устьиц на действие газа. В пользу этого свидетельствуют наблюдаемые Даниловой с соавторами (1987) различия в степени зияния устьичных отверстий на одном и том же листе или даже на одном небольшом участке листа тополя в экспериментах с SO_2. С помощью сканирующего электронного микроскопа было показано, что устьица как в контроле, так и в опыте имели равную степень открытия. Это может обусловливать неравномерное поступление газа через отдельные устьица, что, однако, еще не определяет приуроченность очаговых повреждений именно к устьицам, которые пропускают наибольшие потоки SO_2.

Как известно, представляя собой защитный покров, кутикула вместе с тем довольно легко проницаема для ряда различных веществ, в том числе для газов и для воды. Именно этим и обусловлена кутикулярная транспирация, т. е. отдача воды растением через кутикулу. При этом наибольшая проницаемость кутикулы отмечена для волосков, замыкающих клеток устьиц, а также для пограничных участков клеток — над антиклинальными их стенками (Мирославов, 1974). Однако как точечные, так и очаговые некрозы не совпадают с местами наибольшей проницаемости кутикулы. Тем не менее поражения листьев и хвои атмосферными загрязнителями обусловлены, по-видимому, в большей степени кутикулярной проницаемостью, чем численностью открытых устьиц.

Атмосферные осадки, туманы, росы, а также кутикулярная транспирация способствуют превращению газообразных поллютантов в капельно-жидкие.

Кутикула, как известно, достаточно устойчива к воздействию атмосферных загрязнителей. Так, на поперечных срезах листьев тополя, подвергнутых воздействию двуокиси серы (0.75 ppm в течение двух дней по 12 ч в день), на участках без видимых повреждений никаких нарушений в структуре кутикулы не

наблюдалось (Данилова и др., 1987). Не отличалась от контрольной и кутикула хвои *Pinus strobus*, подвергнутой воздействию SO_2 (1 ppm в течение 5 дней по 2 ч). Однако кутикула листьев сои *Glycine max*, фумигированных SO_2 в концентрации 0.5—1.0 ppm при ежедневной 12-часовой экспозиции в продолжение недели, постепенно полностью разрушилась на некоторых участках (Крэнг, 1982). По мнению автора, это нарушение целостности кутикулы связано с образованием серной и сернистой кислот, конденсирующихся на поверхности листа при высокой влажности.

Проникновение атмосферных загрязнителей через кутикулу во многом определяется таким свойством поверхности растений, как смачиваемость. При низкой смачиваемости капли жидкости легко скатываются с поверхности кутикулы, при высокой, растекаясь по кутикуле, легче проникают через нее в растение. Степень смачиваемости зависит от рельефа кутикулы, наличия кроющих волосков, тургора листа, а также эпикутикулярного воска, его плотности и морфологии (Мирославов, 1974). Поверхность, покрытая отложениями из кристаллического воска, смачивается меньше поверхности, несущей аморфные отложения воска (Fernandes, 1965). Однако плотность распределения воска и размеры его кристаллов могут играть более значительную роль в проникновении поллютанта через кутикулу. Так, по данным K. Percy и E. Baker (1987), листовые повреждения кислотным дождем были наибольшими у видов с кристаллическим воском.

Исследования влияния атмосферных загрязнителей на структуру эпикутикулярного воска как в естественных условиях произрастания, так и в эксперименте показали, что атмосферные загрязнения влияют на воспроизводство восковых отложений на поверхности листьев. Так, при изучении черешков и листовых пластинок райграса *Lolium perenne*, культивируемых в течение 23 дней в атмосфере, содержащей 417 мкг/м^3 (0.15 ppm) и 83 мкг/м^3 (0.03 ppm) SO_2, и в чистом воздухе, показано, что у растений, выращиваемых в загрязненном двуокисью серы воздухе, содержалось больше воска, чем у растений, выращиваемых в чистом воздухе (Koziol, Cowling, 1981). При этом над хлоротическими пятнами воска выделилось больше. Исследования эпикутикулярного воска на листьях *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum* и *Brassica napus* под воздействием кислотных дождей с разными значениями pH в интервале между 5.6 и 2.6 обнаружили, что количество воска уменьшилось у листьев *Phaseolus vulgaris* при pH 4.6, в то время как у листьев *Pisum sativum* и *Brassica napus* при этом же значении pH увеличивалось число мелких пластинок и трубочек на единицу площади (Percy, Baker, 1987).

Однако изменения, происходящие с эпикутикулярным воском в ответ на атмосферные загрязнения, можно, по-видимому, рассматривать как видоспецифическую реакцию растений. Под воздействием SO_2 на поверхности хвои одного вида сосны — *Pinus strobus* — происходит изменение морфологии восковых отложений, в то время как у другого — *P. banksiana* — никаких изменений формы восковых отложений не наблюдалось (Riding, Percy, 1985).

В работе S. Huttunen и K. Laine (1983) проведено исследование эрозии восковых отложений на поверхности хвои *Pinus sylvestris* из 5 областей, подверженных воздействию атмосферных загрязнителей, и из чистых лесных массивов. Выявлено, что нормальная эрозия эпикутикулярного воска происходит на 4-й или 5-й год, а при воздействии атмосферных загрязнителей — в 2—5 раз быстрее. Восковые слои вокруг устьиц могут быть полностью разрушены уже на 1-й или 2-й год.

Хотя главным барьером для загрязнителей воздуха является кутикула листа, эпикутикулярные воски регулируют диффузию воды и газа (Martin, Juniper, 1970). Значительная роль принадлежит эпикутикулярным воскам у хвойных, где от степени их плотности и эрозии зависит устьичное сопротивление атмосферным поллютантам (Huttunen, Laine, 1983).

Согласно H. Tuomisto (1988), морфология эпикутикулярных восков хвои *Picea abies* может быть использована как количественный индикатор влияния загрязнителей воздуха. Разрушение воска поллютантами необратимо (Huttunen, Laine, 1983). Кроме того, изменения восковой структуры могут дать информацию о воздушном поллютанте, даже когда еще нет никаких макроскопических признаков повреждения. Эрозия воска повышает кутикулярную транспирацию, что в свою очередь усиливает воздействие атмосферных загрязнителей и сокращает время жизни хвои (Tuomisto, 1988).

Таким образом, вопросы неравномерности поражения листьев и хвои атмосферными загрязнителями до настоящего времени остаются нерешенными. Не исключено, однако, что первыми поражаются клетки или участки тканей, ослабленные в силу таких причин, как нарушение воскового покрова и даже собственно кутикулы.

Значительный интерес представляют вопросы ранней диагностики повреждений листьев и хвои атмосферными поллютантами, т. е. установление степени повреждений тканей и клеток до появления видимых симптомов.

В последние два десятилетия большое внимание уделяется исследованию ультраструктурных изменений, происходящих в протопластах клеток листьев и хвои растений, подвергшихся воздействию атмосферных загрязнителей после искусственной (в камере) и естественной фумигации. Так, было проведено сопоставление ультраструктуры мезофилла хвои ели *Picea abies*, взятой около завода по изготовлению бумаги и фабрики, производящей удобрения (Soikkeli, Tuovinen, 1979). Показано, что в хвое около завода, который выбрасывает главным образом SO_2, хлоропласты округлялись, граны редуцировались, позднее разрушалась оболочка хлоропластов, тилакоидная система раздувалась, разрушалась цитоплазма и клетка сжималась. Наблюдался также и другой тип повреждений: в хлоропластах выявлялись липидоподобные капли, клеточные органеллы изменяли очертания. В хвое, взятой около фабрики, которая выбрасывает SO_2 и фториды, оболочка хлоропластов растягивалась, тилакоиды раздувались и закручивались.

Проводя сравнительное изучение ультраструктуры хвои из нескольких индустриальных областей Финляндии (Soikkeli, 1981a), брали хвою в возрасте 1.5—2 года на высоте 4—6 м. Изучали зеленые хвоинки (2 мм от кончика). В хвое как ели, так и сосны было выявлено 4 типа повреждений, наиболее отчетливо проявившихся в изменении структуры хлоропластов: 1) редукция тилакоидов гран, часто сопровождающаяся округлением хлоропластов; 2) просветление пластоглобул и появление липидоподобного материала в цитоплазме; 3) разбухание и 4) скручивание тилакоидов. При 1-м типе повреждений часто увеличивалось число пластоглобул; при 2-м — изменялась их форма. Кроме того, каждый тип повреждений проходит различные стадии: 1) повреждения наблюдаются только в хлоропластах; 2) повреждения обнаруживаются и в других органеллах; 3) клеточные органеллы исчезают или превращаются в бесструктурную массу. Описанные выше изменения в структуре клеток хвои (редукция гран и наличие липидоподобного материала в цитоплазме) наблюдались в хвое растений, произрастающих в городе, где содержание SO_2 в воздухе составляет 400 мкг/м^3 (0.14 ppm) в час (Soikkeli, 1981a). Редуцированные граны были также обнаружены у *Phaseolus vulgaris* после фумигации SO_2 (Godzik, Sassen, 1974). На основании сопоставления собственных результатов и литературных данных, S. Soikkeli (1981b) делает предположение, что редукция гран хлоропластов и просветление пластоглобул являются результатом воздействия соединений серы.

Раздувание и скручивание тилакоидов является типичным изменением хлоропластов для областей, загрязненных фторидами, независимо от того, присутствуют другие поллютанты или нет. Это согласуется с данными S. Soikkeli и T. Tuovinen (1979). Разбухание тилакоидов и разрушение внутренних мембран

хлоропластов наблюдались у *Pinus contorta* при воздействии на них 100 и 500 ppm SO_2 в водном растворе. При этом в старых тканях повреждения хлоропластов были значительно сильнее, чем в молодых (Malhotra, 1976). Одновременное действие SO_2 и NO_2 также приводит к разбуханию тилакоидов (Wellburn et al., 1972).

В работе H. Miyake с соавторами (1984) исследовалось воздействие озона и двуокиси серы на листья шпината *Spinacia oleracea* по отдельности или в сочетании при концентрации 0.5 ppm O_3 и 1.0 ppm SO_2. Результатом повреждения озоном являлось разбухание тилакоидов, цистерн диктиосом, ядерной оболочки и цистерн эндоплазматического ретикулума, а также спадание крист митохондрий. Позднее происходила деформация хлоропластов. Воздействие SO_2 проявлялось в деформации хлоропластов и разбухании тилакоидов. В конечном итоге в обоих случаях содержимое клеток разрушалось и наступало состояние коллапса. Одновременное применение O_3 и SO_2 заметно ускоряло развитие повреждений.

Изучение ультраструктуры клеток мезофилла хвои текущего года контрольных и фумигированных (фумигация проводилась двуокисью серы при концентрации 1 ppm ежедневно в течение 2 ч в продолжение 5 дней) растений двухлетних проростков сосны веймутовой *Pinus strobus* выявило 3 стадии дегенерации ядра, хлоропластов, митохондрий, пероксисом и рибосом (Kravkina et al., 1989). Так, у ядра на 1-й стадии повреждения исчезали инвагинации ядерной оболочки, характерные для контрольных растений (табл. I, *1*, показано *стрелкой*; II, *1*). Измерения относительного содержания конденсированного хроматина на 1-й стадии повреждения не обнаруживаются. Гранулярный и фибриллярный компоненты ядрышка мозаично распределены по всему срезу, при этом гранулярный компонент преобладает. На 2-й стадии почти весь хроматин переходит в конденсированное состояние, объем ядра сокращается. Начинается дегрануляция ядрышек, в которых фибриллярный компонент становится преобладающим. Кроме того, в ядрышках выявляются небольшие неправильной формы осмиофильные включения. На 3-й стадии размеры ядра уменьшаются еще сильнее, конденсированный хроматин еще более уплотняется, собирается в неправильной формы конгломераты, края которых становятся как бы оплавленными (табл. I, *2*; II, *2*). Изменения в структуре хлоропластов на 1-й стадии повреждения клеток мезофилла хвои прежде всего касаются уменьшения количества крахмала (табл. II, *1*) по сравнению с контрольными растениями, у которых крахмальные зерна часто занимают до 1/3 площади среза хлоропласта (табл. I, *1*). На 2-й стадии тилакоиды значительно разбухают, содержимое их становится более темным (табл. II, *3*, *4*). На 3-й стадии пластиды выглядят как гомогенная масса, в которой различимы лишь крахмальные зерна и пластоглобулы (табл. II, *2*). Митохондрии на 1-й стадии повреждения никаких изменений структуры не обнаруживают. На 2-й стадии у большинства из них начинает просветляться матрикс, уменьшается число крист. На 3-й стадии продолжается просветление матрикса, у большинства срезов митохондрий кристы исчезают, матрикс полностью просветляется (табл. II, *3*). Изменения структуры пероксисом так же, как и митохондрий обнаруживаются лишь на 2-й стадии повреждения. Начинается коагуляция матрикса, которая продолжается и на 3-й стадии. Кроме того, на 3-й стадии повреждения в пероксисомах появляются электронно-плотные зоны, занимающие большую часть среза органелл. Рибосомы на 1-й стадии повреждения, как и в контроле, наблюдаются в виде моносом и полисом. Но уже на 2-й стадии они перестают выявляться в большинстве клеток, а затем на 3-й стадии исчезают совершенно. Проведенные в этом исследовании измерения уровня видимого фотосинтеза выявили его ежедневное падение. При этом его уровень в начале измерений каждого последующего дня был значительно выше уровня в конце предыдущего дня.

Анализ электронно-микроскопических и физиологических данных показывает, что даже кратковременное воздействие двуокиси серы при концентрации 1 ppm может вызвать значительные повреждения хвои сосны. Повреждения на 1-й стадии, по-видимому, обратимы, на 2-й и 3-й стадиях они становятся необратимыми.

Таким образом, исследования с применением электронного микроскопа и привлечением физиологических методов могут решать проблемы ранней диагностики повреждений растений и определять репараторные способности тканей и клеток.

Сопоставление собственных и литературных данных позволило S. Soikkeli и L. Karenlampi (Сойккели, Каренлампи, 1988) заключить, что разрушение мембран, грануляция стромы и разбухание тилакоидов, хлоропластов, а также увеличение размеров и числа пластоглобул — типичный ответ на действие соединений серы, фторидов, озона, не зависящий от вида растения. Они могут происходить в то время, когда внешне листья выглядят здоровыми. Когда же дезорганизация касается уже и других органелл, мембран, цитоплазмы, симптомы повреждения могут быть различимы на уровне световой микроскопии. Эти выводы, безусловно, требуют дальнейших уточнений и детализации.

Необходимо комплексное изучение эффектов воздействия веществ, загрязняющих атмосферный воздух, позволяющее не только оценить степень повреждения отдельных видов растений, но и выявить механизмы их устойчивости.

Автор выражает признательность М. Ф. Даниловой за ценные замечания, сделанные при прочтении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Кравкина И. М., Кренг Р. Е., Печак Д. Ультраструктура устьиц и поверхности листа *Populus deltoides (Salicaceae)* при воздействии SO_2 // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1187—1192. — *Крэнг Р. Ф. Е.* Воздействие двуокиси серы на ультраструктуру листа // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982. С. 161—174. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 119 с. — *Сойккели С., Каренлампи Л.* Клеточные и ультраструктурные эффекты // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 535 с. — *Biscoe P. V., Unsworth M. N., Pinckney H. R.* The effects of low concentrations of sulphur dioxide on stomatal behaviour in *Vicia faba* // New Phytol. 1973. Vol. 72, N 6. P. 1299—1306. — *Black V. J., Unsworth M. N.* Effects of low concentrations of sulphur dioxide on net photosynthesis and dark respiration of *Vicia faba* // J. Exp. Bot. 1979. Vol. 30, N 116. P. 473—483. — *Brenninger C., Tranquillini W.* Photosynthese, Transpiration und Spaltöffnungsverhalten verschiedener Holzarten nach Begasung mit SO_2 // Eur. J. Forest Pathol. 1983. Vol. 13, N 4. P. 228—238. — *Fernandes A. M. S. S.* Studies on plant cuticle. VIII. Surface waxes in relation to water-repellency // Ann. Appl. Biol. 1965. Vol. 56, N 2. P. 297—304. — *Godzik S., Sassen M. M. A.* Einwirkung von SO_2 auf die Feinstruktur der Chloroplasten von *Phaseolus vulgaris* // Phytopath. Zeitschz. 1974. Vol. 79. P. 155—159. — *Huttunen S., Laine K.* Effects of air-borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles // Ann. Bot. Fennici. 1983. Vol. 20, N 1. P. 79—86. — *Jäger H.-J., Klein H.* Biochemical and physiological effects of SO_2 on plants // Angew. Bot. 1980. Vol. 54. N 5—6. P. 337—348. — *Koziol M. J., Cowling D. W.* Effects of exposure to SO_2 on the production of epicuticular wax in *Lolium perenne* L. // Environ. Pollut. 1981. Vol. A 26, N 3. P. 183—186. — *Kravkina I. M., Miroslavov E. A., Crang R. E.* The impact of sulfur dioxide fumigation on photosynthetic and ultrastructural responses of mesophyll cells from developing *Pinus strobus* needles. 1. Mesophyll cells // Proceeding of the second US—USSR symposium on: Air pollution effects on vegetation including forest ecosystems. North. Forest Exp. Station. 1989. P. 71—81. — *Krol P. J., Steubing L., Wolting H. G., Posthumus A. C.* Histologische und zytologische Untersuchungen an *Trifolium repens* L. und *Plantago major* L. nach Begasung mit einem Immissionsgemisch aus NO_2, O_3 und SO_2 // Angew. Bot. 1982. Vol. 56, N 5—6. P. 295—306. — *Malhotra S. S.* Effects of sulphur dioxide on biochemical activity and ultrastructural organization of pine needle chloroplasts // New Phytol. 1976. Vol. 76,

N 2. P. 293—245. — *Martin J. T., Juniper B. E.* The cuticles of plants. London: Edward Arnold (Publishers). Ltd, 1970. 347 p. — *Miyake H., Furukawa A., Totsuka T., Maeda E.* Differential effects of ozone and sulphur dioxide on the fine structure of spinach leaf cells // New Phytol. 1984. Vol. 96, N 2. P. 215—228 — *Noble R., Pechak D., Jensen K.* Ozone effects on the ultrastructure of the chloroplasts from hybrid poplar leaves // Micron. 1980. Vol. 11, N 1. P. 13—14. — *Noland T. L., Kozlowski T. T.* Effect of SO_2 on stomatal aperture and sulfur uptake of woody angiosperm seedlings // Can. J. Forest. Res. 1979. Vol. 9, N 1. P. 57—62. — *Percy K. E., Baker E. A.* Effects of simulated acid rain on production, morphology and on cuticular membrane development // New Phytol. 1987, Vol. 107, N 3. P. 577—589. — *Riding R. T., Percy K. E.* Effects of SO_2 and other air pollutants on the morphology of epicuticilar waxes on needles of *Pinus strobus* and *Pinus banksiana* // New Phytol. 1985. Vol. 99, N 4. P. 555—563. — *Soikkeli S.* Comparison of cytological injuries in conifer needles from several polluted industrial environments in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1981a. Vol. 18, N 1. P. 47—61. — *Soikkeli S.* The types of ultrastructural injuries in conifer needles of northern industrial environments // Silva Fenn. 1981b. Vol. 16, N 4. P. 399—404. — *Soikkeli S., Tuovinen T.* Damage in mesophyll ultrastructure of needles of Norway spruce // Ann. Bot. Fennici. 1979. Vol. 16, N 1. P. 50—64. — *Stölzer J.* Zur Anatomie gesunder und durch gasförmige Immissionen geschädigter Blätter von *Betula pendula* Roth. // Wis. Z. Martin Lüther Univ. Halle—Wittenberg. Math-naturwiss. R. 1980. Bd 29, N 5. S. 95—100. — *Strirban M., Soran V., Spârchez C., Crâcium C.* The effect of atmospheric pollution on chloroplast ultrastructure under natural conditions // Ecotoxicol. Environ. Safety. 1979. Vol. 3, N 4. P. 369—373. — *Tuomisto H.* Use of *Picea abies* needles as indicators of air pollution: epicuticular wax morphology // Ann. Bot. Fennici. 1988. Vol. 25, N 4. P. 351—364. — *Wellburn A. R., Majernik O., Wellburn F. A. M.* Effect of SO_2 and NO_2 polluted air upon ultrastructure of chloroplasts // Environ. Pollut. 1972. Vol. 3, N 1. P. 37—49.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 20 XII 1989.

SUMMARY

The influence of atmospheric pollutions on leaf structure is analysed both under natural and experimental conditions. The problems of the leaf damage by the atmospheric pollutants are discussed. Data on the influence of atmospheric pollutants on the leaf surface, cuticle cover and epicuticular wax are reported. The ways of the penetration of pollutants inside the leaf are discussed. Special attention is given to the investigation of the ultrastructural injuries of the leaf cells subjected to atmospheric pollution.

УДК 581.3 : 582.677.1

Н. И. Габараева

УЛЬТРАСТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ И ОРБИКУЛ У *MAGNOLIA DELAVAYI* (*MAGNOLIACEAE*) В ТЕТРАДНОМ И НАЧАЛЕ ПОСТТЕТРАДНОГО ПЕРИОДАХ

N. I. GABARAYEVA. THE ULTRASTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF EXINE AND ORBICULES OF *MAGNOLIA DELAVAYI* (*MAGNOLIACEAE*) IN THE TETRAD AND THE BEGINNING OF POSTTETRAD PERIODS

Изучено развитие примэкзинового матрикса, примэкзины и проорбикул в ходе тетрадного периода, а также молодой экзины и орбикул в начале посттетрадного периода у *Magnolia delavayi*. Примэкзиновый матрикс вначале представляет собой единый фибриллярный слой, а затем дифференцируется, выявляя субъединицы, складывающиеся в гексагональный узор. На этой стадии (поздние тетрады) появляются протектум и проколумеллы в виде липоидных тяжей. Наблюдается ассоциация локализации проколумелл с подходящими к ним снизу, под плазмалеммой, концами цистерн агранулярного эндоплазматического ретикулума. В тапетуме в это время концы цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума синтезируют липоидное вещество проорбикул, которое выделяется в перитапетальное пространство в виде глобул, окруженных ореолом тонкоструктурированного вещества. В начале посттетрадного периода происходит заложение подстилающего слоя экзины, формирование ламелл эндэкзины и пропитывание элементов примэкзины спорополленином тапетального происхождения, приводящее к оформлению тектума и четких колумелл. В это же время спорополленин откладывается на липоидных проорбикулах с образованием орбикул. Обсуждаются и другие спорополлениновые образования тапетальных клеток.

Продолжая изучение развития спородермы архаичных покрытосеменных, начатое нами с представителей сем. *Magnoliaceae* (Габараева, 1986а, б; 1987а—в; 1988а, б), по которому подробных онтогенетических работ очень мало (Мейер, 1977), мы предприняли исследование развития спородермы и спорополлениновых структур тапетума у *Magnolia delavayi*. Как и в предыдущих исследованиях, мы старались придерживаться в этой работе русла функциональной морфологии, не ограничиваясь рамками чисто палинологических структур.

В настоящей статье изложены результаты исследования развития материнских клеток пыльцы (МКП) *Magnolia delavayi* на некоторых стадиях мейоза и развитие спородермы в тетрадном и начале посттетрадного периодов, а также развитие орбикул в тапетуме; проанализированы наши и литературные данные, касающиеся онтогенеза спорополлениновой экзины и спорополлениновых образований тапетального происхождения, проведено сравнение результатов, полученных по *Magnolia delavayi*, с результатами, полученными нами по другим видам этого же семейства.

Материал и методика

Материал собирали и фиксировали в Батумском ботаническом саду в течение 5 лет. Фрагменты тычинок из бутонов разного возраста фиксировали 3%-ным

раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.3) с добавлением сахарозы при комнатной температуре в течение 24 ч с постфиксацией 2%-ным раствором OsO_4. Зафиксированный материал заливали в эпон; полученные на ультратоме LKB ультратонкие срезы изучали в микроскопе Tesla-BS-500. Контрастирование ультратонких срезов проводили уранил-ацетатом и цитратом свинца.

Результаты исследования

I. Дотетрадный период. Профаза мейоза, стадия зиготены. Стадия зиготены определяется появлением в ядре мейоцита синаптонемных комплексов (СК) хромосом (табл. I, *3—4*). Судя по тому, что СК в ядре расположены определенным образом, образуя синаптический «букет» (СК своими терминальными концами прикреплены к участку ядерной мембраны и образуют петли), мы наблюдали позднюю зиготену. Ядерная оболочка значительно извита, наблюдаются небольшие расширения перинуклеарного пространства. Ядрышко, состоящее главным образом из фибриллярного компонента, имеет несколько разновеликих полостей (табл. I, *5*). Бóльшая часть цитоплазмы занята концентрическими мультимембранными образованиями, причем захваченная ими цитоплазма значительно просветлена и содержит небольшое число рибосом (табл. I, *1—2*). Во многих местах мультимембранные образования примыкают к ядру и к скоплениям коротких мембранных трубок и пузырьков, образующих сеть в цитоплазме (табл. I, *2* — внизу). Встречаются также цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР) с небольшим количеством рибосом. Диктиосомы весьма малочисленны, с узкими цистернами, отпочковывающими мелкие пузырьки. Пластиды с темной стромой, несколькими тилакоидами и мелкими крахмальными зернами; встречаются чашевидные пластиды. Липидные капли немногочисленны и довольно мелкие. Митохондрии овально-сферические, электронно-плотные, с малым числом крист.

В тапетуме, одновременно с мейозом в МКП, идут митотические деления (табл. I, *6*). В цитоплазме тапетальных клеток много полисом, вследствие чего она в целом заметно темнее цитоплазмы мейоцитов. Рядом с параллельными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) в цитоплазме наблюдаются осмиофильные липоидные капли округлой или неправильной формы. За плазмалеммой, в толще фибриллярной оболочки тапетальной клетки (со стороны, обращенной в полость пыльника), а также в полости пыльника между тапетальными клетками и мейоцитами наблюдаются многочисленные мелкие глыбки электронно-контрастного вещества. В вакуолях содержится мелкофибриллярное вещество.

II. Тетрадный период. Стадия юных тетрад. После завершения мейоза формируются тетрады микроспор, окруженные каллозной оболочкой. Вначале профиль плазмалеммы микроспор довольно ровный, она вплотную прилегает к каллозе. В периферической цитоплазме, под плазмалеммой, множество профилей трубчатого и цистернального агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), ориентированных к ней параллельно или перпендикулярно.

Чуть позже наблюдается появление первых признаков примэкзинового матрикса. Теперь плазмалемма образует небольшие инвагинации, контур ее становится волнистым, и между нею и каллозой закладывается примэкзиновый матрикс в виде тонкого, параллельного плазмалемме фибриллярного слоя (табл. I, *8*). Профили АЭР в большом числе продолжают наблюдаться под плазмалеммой. Обращает на себя внимание постоянное присутствие в каллозе между микроспорами и в наружной общей каллозной оболочке тетрады мелких, слегка осмиофильных частичек неправильной формы (табл. I, *7* — стрелки). Их наличие, по-видимому, не является артефактом, так как они видны в материале из

различных фиксаций и сохраняют свой вид неизменным в разных повторностях контрастирования срезов. Такие же частички наблюдаются около обращенной в полость пыльника оболочки тапетальных клеток, внутри этой оболочки (табл. IV, *1* — стрелки), а также в локусе пыльника, между тапетальными клетками и тетрадами. Под плазмалеммой, кроме многочисленных профилей АЭР, наблюдаются пузырьки Гольджи. Пластиды полиморфные, с довольно светлой стромой, немногочисленными тилакоидами и пластоглобулами; встречаются чашевидные пластиды. Митохондрии овальной или неправильной формы с нечетко выраженными кристами. Липидные капли часто с ретикулярной оберткой. Небольшие вакуоли, как правило, содержат осмиофильные продолговатые включения, прижатые по периметру вакуоли к ее мембране. Число свободных рибосом невелико и цитоплазма выглядит довольно прозрачной.

Цитоплазма тапетума продолжает оставаться очень плотной из-за множества рибосом (табл. IV, *1*). В ней со стороны, обращенной к полости пыльника, под плазмалеммой наблюдаются стопки параллельных цистерн ГЭР, на концах которых как бы висят осмиофильные капли липоидного вещества. Скопления этого же вещества видны уже под самой плазмалеммой наряду с периферическими электронно-прозрачными полостями, образуемыми, по-видимому, инвагинациями плазмалеммы (табл. IV, *1*). Фибриллярная оболочка с уже упомянутыми темными частичками отграничивает тапетальную клетку от полости пыльника.

Стадия молодых тетрад. Постепенно узкая линия примэкзинового матрикса за плазмалеммой утолщается и превращается в фибриллярный слой (табл. I, *9*). На этой стадии слой матрикса недифференцирован, т. е. выглядит однородным тонкофибриллярным по всей толщине. По-прежнему доминирующей органеллой в периферической цитоплазме остается АЭР, но теперь в ней появляется множество диктиосом и пузырьков Гольджи, а также пучки микротрубочек. Пластиды, липидные капли и вакуоли остаются без изменений, митохондрии несколько более электронно-плотные. В толще каллозы продолжают наблюдаться глыбки осмиофильного вещества.

В тапетуме стопочный ГЭР продолжает секретировать липоидное вещество, скапливающееся под плазмалеммой в виде неоформленных масс и затем выделяющееся в ее инвагинации или в перитапетальное пространство в виде сферических капель — проорбикул (табл. IV, *2* — стрелки); поверхность капель одета «шлейфом» тонкоструктурированного вещества. В первичной фибриллярной оболочке тапетальных клеток видны глыбки и тяжи осмиофильного вещества.

Стадия средних тетрад. Эта стадия отличается от предыдущей тем, что на некоторых участках примэкзинового матрикса, окружающего микроспору, в его толще появляются просветы, ориентированные главным образом перпендикулярно к поверхности плазмалеммы (табл. I, *10*). В районе дистальной борозды примэкзиновый матрикс не откладывается; в этом месте плазмалемма, как и на предыдущих стадиях, подстилается цистернами АЭР. Большинство органелл цитоплазмы остается без изменений; липидные глобулы часто контактируют с плазмалеммой. Ядро микроспоры приобретает лопастную форму.

В тапетуме число проорбикул, выделяемых тапетальными клетками, растет (табл. IV, *3*). Проорбикулы по-прежнему одеты шлейфом тонкоструктурированного вещества. Первичная фибриллярная оболочка клеток тапетума утончается. Процесс выделения проорбикул продолжается до конца тетрадного периода.

Стадия поздних тетрад. Происходит дифференциация примэкзинового матрикса: он больше не выглядит однородным, а приобретает зернисто-гранулярную структуру. При внимательном рассмотрении рисунка примэкзинового матрикса в нем просматривается гексагональный узор (табл. II, *1—2*). Кроме того, в нем появляются перпендикулярные к поверхности плазмалеммы тонкие тяжи осмиофильного гомогенного вещества — проколумеллы (табл. II, *1*,

3, 4 — стрелки). Возможно, эти тяжи появляются на месте просветов предыдущей стадии развития, однако они гораздо тоньше этих просветов. Тяж такого же вещества появляется на поверхности матрикса, на границе с каллозой (табл. II, *1—4*). Таким образом начинается закладка примэкзины на примэкзиновом матриксе: пока — протектума и проколумелл. Под плазмалеммой в периферической цитоплазме местами наблюдаются пучки микротрубочек, параллельные плазмалемме (табл. II, *4*). Постоянное присутствие профилей АЭР под плазмалеммой (табл. II, *1—4*) и частая ассоциация этих профилей и тяжей в примэкзиновом матриксе (проколумелл) обращают на себя внимание (табл. II, *3—4*). Кроме АЭР в периферической цитоплазме встречаются почкующиеся элементы ГЭР, отчленяющие крупные и мелкие пузырьки (табл. II, *3*) и несущие на своей поверхности футляры из агрегированных рибосом. Среди пластид много чашевидных, в их полостях находятся мембранные пузырьки и их остатки, а цитоплазма почти не содержит свободных рибосом. Активных диктиосом становится меньше.

III. Начало посттетрадного периода. Стадия юных свободных микроспор. В конце тетрадного периода каллоза разрушается и микроспоры оказываются в полости пыльника. В оболочке освободившихся микроспор идут два параллельных процесса: заканчивается построение примэкзины и закладывается примордиальная ламелла, в результате чего формируется ковнутри первая ламелла эндэкзины, а кнаружи — подстилающий слой эктэкзины (табл. III, *1*). Тонкий рисунок примэкзины, сложившийся на предыдущей стадии, утолщается, становится более электронно-плотным, теперь уже в нем четко различаются молодые тектум и колумеллы. На этой стадии между молодым подстилающим слоем эктэкзины и первой ламеллой эндэкзины хорошо видна белая (электронно-прозрачная) линия — так называемая белая линия центральной ламеллятности (БЛЦЛ). На месте дистального утончения экзины в области борозды образуется дистальная складка. ЭР на этой стадии по-прежнему представлен в форме трубок и цистерн АЭР; иногда эти цистерны замкнуты в пучок петель. Активность диктиосом резко снижена; пластиды и митохондрии остаются без видимых изменений. В цитоплазме много мелких вакуолей.

Оболочка освободившихся микроспор быстро видоизменяется, что связано, очевидно, со свободным поступлением дополнительных предшественников спорополленина (СП) из тапетума. Тектум, колумеллы и подстилающий слой молодой экзины значительно утолщаются, вследствие чего отчетливая стройная колумеллятность молодой экзины утрачивается (табл. III, *2—4*). Формирующиеся ламеллы эндэкзины приобретают значительную толщину (табл. III, *2—4*). В просветах между колумеллами по-прежнему видна структура примэкзинового матрикса (табл. III, *1, 3*). В периплазматическом пространстве, в просвете между формирующимися ламеллами эндэкзины и плазмалеммой микроспоры находятся мембранные пузырьки различной формы (табл. III, *4*).

В тапетуме происходят значительные изменения. Первичная фибриллярная оболочка, выстилающая полость пыльника, разрушается или частично разрушается; позднее на поверхности тапетальных клеток мы видим гомогенное серое вещество (табл. IV, *4*). Таким же веществом одеваются проорбикулы, превращаясь в орбикулы (табл. IV, *4*). В инвагинациях плазмалеммы тапетальных клеток, содержащих орбикулы, наблюдаются кристаллы белка и фрагменты «шлейфов» проорбикул с частично осевшим на них СП (табл. IV, *4*). Цитоплазма тапетальных клеток содержит полисомы и стопки ГЭР. Интересны образования, лежащие вдоль радиальных стенок тапетальных клеток, где на фрагментах ламелл (видны как белые линии) откладывается такое же гомогенное осмиофильное вещество, как и на проорбикулах (табл. IV, *5*).

Обсуждение результатов

Учитывая хорошо известную теперь закономерность, что основы инициации построения спородермы закладываются еще в предмейозе и сохраняются в течение мейоза (Heslop-Harrison, 1971), мы в нашей работе последовательно стараемся рассматривать не только постмейотические стадии развития, т. е. собственно развитие микроспор, но и предшествующие им стадии. В данном исследовании наиболее выразительной стадией оказалась стадия зиготены, определяемая по синаптическому букету синаптонемных комплексов. На этой стадии практически весь объем цитоплазмы оказывается заполнен мультимембранными концентрическими образованиями, перемежающимися с участками распадающихся на фрагменты массивов ЭР. Компартментированные таким образом участки цитоплазмы с рибосомами оказываются защищенными от действия агентов, приводящих рибосомы к деградации в ходе процессов реорганизации спорофитно-гаметофитного перехода и уничтожения части внеядерной спорофитной информации. Интересно, что у споровых растений чаще встречается другой способ элиминации части диплофазной информации — заключение участков цитоплазмы с рибосомами (и цитоплазматическими органеллами) внутрь автолитических вакуолей (Sheffield, Bell, 1979, 1987; Габараева, 1984), причем оба альтернативных способа приводят к одинаковому результату.

Одновременность мейоза в МКП и митоза в клетках тапетума еще раз напоминает нам об общих филогенетических корнях этих тканей.

Несколько первых стадий развития примэкзинового матрикса в микроспорах *Magnolia delavayi* весьма сходны с таковыми у исследованного нами вида *Manglietia tenuipes* (Габараева, 1987а): заложение тонкого фибриллярного слоя, параллельного плазмалемме, между нею и каллозой; утолщение этого слоя и наблюдаемое в ряде случаев образование радиальных просветов в фибриллярном матриксе (табл. I, *8—10*). Однако в это время имеется одна отличительная черта, не наблюдаемая нами ранее у других исследованных видов, — наличие глыбок осмиофильного вещества в толще каллозных перегородок между микроспорами, в общей каллозной оболочке тетрады (табл. I, *7*). Как было отмечено ранее, эти частички вряд ли являются артефактом. Очень сходные частички в каллозной оболочке тетрад *Selaginella* видны на микрографиях статьи, посвященной этому виду (Buchen, Sievers, 1978), причем авторы определили цитохимически состав этих глыбок как кислых полисахаридов и предполагают, что они секретируются диктиосомами спор, хотя здесь же признают, что диктиосомы в это время малоактивны. Неясным в этой картине остается главным образом то, что вещества этих глыбок, предназначенные для построения оболочки, оказываются в большом числе вне строящейся оболочки, в каллозе. Это, а также встречаемость такого же вида глыбок как в каллозе тетрад, так и на границе тапетальных клеток, а также в полости пыльника исследованного нами вида вынуждает нас предположить, что это оформленное вещество берет начало, по-видимому, из тапетума и уже оттуда через текальную жидкость и каллозу тетрад (которая, как известно (Rodrigues-Garsia, 1978), проницаема для некоторых углеводов и других веществ) поступает в примэкзиновый матрикс микроспор. Разумеется, для точного доказательства направления движения этих частичек нужны специальные исследования.

Однако поздние стадии развития примэкзинового матрикса у *Magnolia delavayi* (табл. II, *1—3*) весьма существенно отличаются от таковых у *Manglietia tenuipes*. Кажущийся до сих пор однородным примэкзиновый фибриллярный матрикс претерпевает существенные изменения: в нем появляется структурированность, более всего напоминающая гексагональный узор. Его можно различить не сразу, но уже раз увидев, невозможно не замечать (табл. II, *2*). Кроме того, обнаруживается, что этот узор матрикса весьма напоминает узор матрикса

у исследованного нами вида *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а). Вторая, сразу обращающая на себя внимание особенность — ассоциация трубок и концов цистерн АЭР с теми местами плазмалеммы, над которыми в матриксе появляются осмиофильные тяжи — будущие проколумеллы. Здесь мы подошли к одной из самых загадочных и важных проблем в палинологии — к проблеме детерминации структуры экзины. Однако подробное рассмотрение этой проблемы мы не будем проводить в рамках этой статьи. Отметим лишь, что хотя многие авторы, наблюдавшие ассоциацию элементов ЭР в той или иной степени с рисунком примэкзины, склонны приписывать этим органеллам функцию детерминации, мы считаем, что такой механизм недостаточно тонок для выполнения этой сложной задачи. С нашей точки зрения, цистерны и трубки ЭР, безусловно, играют значительную роль в построении примэкзины, синтезируя и секретируя за плазмалемму предшественники СП.

Возвращаясь к табл. II, *3* в этой статье, хотим заметить, что необычная почкующаяся форма ГЭР с футляром из агрегатов рибосом на поверхности мембраны уже встречалась у *Manglietia tenuipes* на той же стадии развития (Габараева, 1987а). Тогда мы делали предположение, что в трубках и цистернах такого ГЭР синтезируются предшественники СП и выводятся затем за плазмалемму в примэкзиновый матрикс с помощью агранулярных дериватов. Картина, наблюдаемая нами в этой работе, согласуется с этим предположением. Вообще, следует отметить, что ЭР у видов *Magnoliaceae* принимает самые причудливые разнообразные и активные формы, локализован в периферической цитоплазме и связан с плазмалеммой, что свидетельствует в пользу его синтетической и секреторной функции.

После освобождения микроспор из тетрад открывается доступ к примэкзине предшественников СП тапетального происхождения, и тектатно-колумеллятный рисунок молодой экзины становится очевидным (табл. III, *1*). Это именно тот момент, когда структура экзины выступает наиболее четко. В дальнейшем картина «смазывается» из-за сильного утолщения тектума и колумелл и частичного слияния колумелл друг с другом. Наиболее важное событие в молодой экзине в это время — формирование ламелл эндэкзины, начинающееся с появления примордиальной ламеллы, имеющей белую линию центральной ламеллятности (БЛЦЛ) — границу раздела экт- и эндэкзины. С ее появлением в нижней части эктэкзины развивается подстилающий слой путем полимеризации СП на наружной поверхности примордиальной ламеллы, а в периплазматическом пространстве, между плазмалеммой и эктэкзиной, формируются крупные, хорошо заметные ламеллы эндэкзины, имеющие основой, вероятно, разворачивающиеся мембраны пузырьков (производных плазмалеммы) и облекающиеся затем довольно значительным слоем СП (табл. III, *2—4*). Спорность существования этих ламелл, плохо заметных в зрелых пыльцевых зернах и прекрасно видных в процессе развития, уже обсуждалась нами; была подчеркнута принципиальная важность наличия ламелл эндэкзины у архаичных покрытосеменных для рассмотрения вопросов филогении (Габараева, 1988а). Наши данные и точка зрения на филетическую непрерывность ламеллятной эндэкзины у голо- и покрытосеменных подтверждают точку зрения Н. Р. Мейер (1980) о присущности ламелл эндэкзины всем современным голосеменным и сохранении их в спородерме примитивных покрытосеменных.

Необходимо добавить к вопросу о ламеллятной эндэкзине вообще, что по новым данным (Rowley, 1987—1988), несмотря на явно выраженную латеральную ориентацию ламелл и их белых линий, после специальной обработки срезов (удаление эпоновой смолы и негативное окрашивание) в эндэкзине четко выявляются радиально направленные структуры, т. е. в соответствии с моделью J. Rowley вся экзина представляет собой некий континиум из радиально ориентированных субъединиц, берущих начало на плазмалемме.

Обратимся теперь к удивительным попыткам «передразнивания» строения экзины в строении орбикул, происходящим на сферических проорбикулярных «болванках». Пронаблюдаем еще раз ореол тонкоструктурированного вещества вокруг каждой проорбикулы (табл. IV, *2—3*), который мы условно назвали «шлейфом». Эта структура на наших микрографиях не случайна: она наблюдалась на проорбикулах различных исследованных нами и другими авторами видов, но далеко не всегда отмечалась. Особое внимание уделено этим структурам в работе по морфогенезу орбикул у *Pinus sylvestris* (Rowley, Walles, 1987). Авторы считают, что наблюдаемые ими проорбикулярные глобулы секретируются цистернами ГЭР (полностью совпадает с нашими данными — табл. IV, *1—2*) и формируются в инвагинациях плазмалеммы. Это является, видимо, ключевым моментом, поскольку именно там их поверхность оказывается покрытой гликокаликсом, идентичным таковому плазмалеммы тапетальной клетки (соответствует нашим «шлейфам»). Вследствие самого механизма отщепления проорбикул от тапетальной клетки (представлено на схеме 18 их статьи) они обычно имеют небольшой мембранный отросток, представляющий собой фрагмент плазмалеммы тапетальной клетки (такая же структура видна на табл. IV, *3* нашей статьи и обозначена как хвостовой отросток плазмалеммы). Вся эта детализация нужна для того, чтобы продемонстрировать идею единства формообразующих закономерностей, наблюдающихся в тапетуме и в микроспорах. Схожесть поверхности рисунка (скульптурированности) зрелых орбикул с соответствующей экзиной не должна удивлять, так как спорополлениновая кора орбикулы и спорополлениновая экзина откладываются на довольно схожие поверхности: и на поверхности проорбикулы, и на поверхности микроспоры имеется гликокаликс, хотя проорбикулы и лишены примэкзинового матрикса. В гликокаликсе на проорбикулах тоже есть спорополлениновые рецепторы, но распределение их, естественно, иное, чем в специализированном примэкзиновом матриксе — главным образом вследствие разницы физико-химических условий структурообразовательных процессов, идущих в тонком слое под каллозой в микроспорах, и в отсутствие каллозы на поверхности проорбикул.

Какая-то связь структурообразования экзины с присутствием каллозы угадывалась многими авторами; в частности J. E. Christensen et al. (1972) сделали вывод о гомологичности примэкзины и проорбикул, справедливо ссылаясь на филогенетическое родство тапетальной и спорогенной тканей. Следует, однако, помнить, что орбикулы, как правило, существуют не отдельно каждая по себе, а являются составной частью орбикулярной стенки (Christensen et al., 1972; Dickinson, 1976; Москалева, Огородникова, 1977), причем эта оболочка оказалась многокомпонентной, окружающей клетку секреторного тапетума целиком (Орел, Голубева, 1982; Огородникова, 1983, 1986; Вишнякова, Лебский, 1986).

У исследованных нами видов спорополлениновая оболочка тапетальных клеток фрагментарно наблюдалась у *Manglietia tenuipes* и *Magnolia delavayi*, причем часть орбикул была встроена в нее, а бóльшая часть свободно находилась в полости пыльника или перитапетальном пространстве. Ряд авторов, занимавшихся спорополлениновыми оболочками тапетума (например, Орел, Голубева, 1982), отмечают, что использование общепринятых электронно-микроскопических методик приводит к разрыву внутренней спорополлениновой оболочки и частичной ее деструкции. Этот факт сам по себе вызывает удивление, так как встает вопрос, что же это за СП, если он разрушается при обычных методах обработки материала, если известно, что это вещество является одним из самых резистентных в живой природе по отношению к химическим воздействиям и не выдерживает, как известно, лишь действия хромовой кислоты, 2-аминоэтанола и некоторых других веществ (Southworth, 1974). Так или иначе в этой связи встает вопрос о степени химического сходства СП тапетальных оболочек и СП экзины микроспор (интересно, что лишь эти оболочки, но не орбикулы, оказываются столь нежными). Видимо, не случайно подчеркивается гомоло-

гичность СП орбикул и экзины (Hesse, 1986), а не спорополлениновых тапетальных оболочек и экзины.

Итак, последовательность заложения слоев экзины и приуроченность их закладки к этапам развития микроспор *Magnolia delavayi* те же, что и у других исследованных нами видов сем. *Magnoliaceae* — *Michelia fuscata, Manglietia tenuipes*, а также *Liriodendron chinensis* (наши неопубликованные данные): в тетрадном периоде — заложение примэкзинового матрикса под каллозой, затем на нем — элементов примэкзины, и лишь после распада тетрад и растворения каллозы — заложения подстилающего слоя, ламелл эндэкзины и постепенное созревание экзины. В связи с этим большое удивление вызвало у нас утверждение M. Zavada, Th. N. Taylor (1986) в их работе по *Lactoridaceae*: «Видимо, у *Lactoris fernandeziana* строится сначала подстилающий слой в тетрадном периоде, а затем, после растворения каллозы, тапетум строит наружную часть экзины вокруг всей тетрады — способ, идентичный таковому у *Magnolia* (с. 36). И еще там же: «У всех видов, где наружная часть эктэкзины развивается в посттетрадный период, она формируется тапетальной тканью (*Magnolia*: Zavada, in prep.)». Думается, что здесь у автора вкралась какая-то существенная ошибка; во всяком случае, пока неясно, какой именно вид *Magnolia* он исследует.

Выводы

1. На стадии зиготены мейоза у *Magnolia delavayi* в цитоплазме мейоцита происходит компартментация концентрическими мультимембранными образованиями, сопровождающаяся элиминацией большей части оставшихся свободными рибосом, т. е. происходит удаление большей части диплофазной информации.

2. Постоянное присутствие в каллозе и в полости пыльника у поверхности тапетальных клеток осмиофильных веществ в виде частичек неправильной формы приводит к предположению о выделении их тапетумом и переносе через каллозу в развивающийся примэкзиновый матрикс в начале тетрадного периода.

3. Начальные стадии развития примэкзинового матрикса разбиваются на 2 этапа: вначале образуется недифференцированный фибриллярный матрикс (как у *Manglietia tenuipes*), затем он дифференцируется и приобретает гексагональный узор, образуемый округлыми субъединицами (как у *Michelia fuscata*). Тем не менее в конце тетрадного периода у *Magnolia delavayi* образуется примэкзина, принципиально сходная как с примэкзиной *Michelia fuscata*, так и с примэкзиной *Manglietia tenuipes*.

4. В конце тетрадного периода наблюдается ассоциация концов цистерн агранулярного эндоплазматического ретикулума, примыкающих к плазмалемме, с местами локализации проколумелл примэкзины. Однако мы считаем, что наблюдавшиеся картины не отражают процесс детерминации структуры экзины.

5. У исследованных видов сем. *Magnoliaceae* в цитоплазме наблюдаются разнообразные формы агрегированного и неагрегированного эндоплазматического ретикулума (*Michelia fuscata* и *Manglietia tenuipes* — кольчужные агрегаты; *Manglietia tenuipes* и *Magnolia delavayi* — трубчатый эндоплазматический ретикулум с футлярами из агрегатов рибосом; *Liriodendron chinensis* — полицистернальный гранулярный эндоплазматический ретикулум в виде длинных тяжей с прослойками осмиофильного вещества между цистернами (Габараева, 1988б)), а также агранулярный трубчатый и цистернальный эндоплазматический ретикулум у всех названных видов. По нашему мнению, эти разнообразные формы ретикулума синтезируют и секретируют за плазмалемму предшественники спорополленина. Однако зрелые экзины всех изученных нами видов очень сходны.

6. Вероятно, способы реализации одного и того же морфогенетического результата могут быть разнообразными. Мы убеждаемся в этом на примере: 1) различных типов примэкзиновых матриксов, приводящих к одному типу

примэкзины; 2) разнообразных форм эндоплазматического ретикулума, функционирование которых приводит к одинаковому результату.

7. К концу тетрадного периода под каллозой закладываются на примэкзиновом матриксе протектум и проколумеллы примэкзины.

8. В начале посттетрадного периода после разрушения каллозы закладывается подстилающий слой эктэкзины и ламеллы эндэкзины. В это время, когда колумеллы еще молодые, особенно отчетливо видны колумеллятная структура экзины и ламеллятность эндэкзины.

9. Синтез липоидного вещества проорбикул в тетрадном периоде происходит в цистернах гранулярного эндоплазматического ретикулума тапетальных клеток и выводится в виде глобул в перитапетальное пространство.

10. При формировании проорбикул в тетрадном периоде вокруг каждой из них наблюдается тонкоструктурированное вещество, на котором в посттетрадном периоде откладывается спорополленин и образуется орбикула. Это способствующее полимеризации спорополленина вещество является, по всей вероятности, гликокаликсом тапетальной плазмалеммы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишнякова М. А., Лебский В. К. Морфология спорополлениновых оболочек тапетума пыльников некоторых покрытосеменных // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 6. С. 754—759. — *Габараева Н. И.* Развитие спор у *Psilotum nudum (Psilotaceae)*: изменения цитоплазмы и клеточных органелл в предмейотической интерфазе — лептотене // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1441—1450. — *Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata (Magnoliaceae)* в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 3. С. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata (Magnoliaceae)* в связи с изменением цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 4. С. 416—428. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)* в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72, № 3. С. 281—290. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)* в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1310—1317. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)*: построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72, № 11. С. 1470—1477. — *Габараева Н. И.* Исследования онтогенеза для выяснения структуры и филогенеза зрелой спородермы на примере некоторых видов *Magnoliaceae* и *Annonaceae* // Палинология в СССР. Новосибирск: Наука, 1988а. С. 48—52. — *Габараева Н. И.* Необычные агрегаты эндоплазматического ретикулума в развивающихся микроспорах примитивных покрытосеменных // Тез. докл. на Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии (биология и медицина). Звенигород. М., 1988б. С. 240. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1977. 360 с. — *Мейер Н. Р.* Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 86—92. — *Москалева Г. И., Огородникова В. Ф.* Ультраструктура экзины и тапетальной пленки томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill., *L. hirsutum* Humb. et Boup.) // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1977. Т. 60, № 2. С. 16—24. — *Огородникова В. Ф.* Субмикроскопические изменения тапетума пыльников ржи (*Secale cereale* L.) в онтогенезе // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1983. Т. 74. С. 27—35. — *Огородникова В. Ф.* Генезис и ультраструктура спорополлениновой оболочки клеток тапетума пыльников злаков // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 10. С. 1366—1371. — *Орел Л. И., Голубева Е. А.* Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris (Pinaceae)* // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 1. С. 49—54. — *Buchen B., Sievers A.* Megasporogenese von *Selaginella*. 1. Ultrastrukturelle und cytochemische Untersuchungen zur Sekretion von Polysacchariden // Protoplasma. 1978. Vol. 96, N 3—4. S. 293—317. — *Christensen J. E., Horner H. T., Lersten N. R.* Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor (Gramineae)* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59,

N 1. P. 43—58. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18, N 3. P. 321—334. — *Dickinson H. G., Bell P. R.* The role of the tapetum in the formation of sporopollenin-containing structures during microsporogenesis in *Pinus banksiana* // Planta. 1972. Vol. 107, N 3. P. 205—215. — *Heslop-Harrison J.* Wall pattern formation in angiosperm microsporogenesis // Control mechanisms of growth and differentiation. Symp. soc. exper. biol. Cambridge: Univ. Press, 1971. P. 277—300. — *Hesse M.* Orbicules and the ektexine are homologous sporopollenin concretions in Spermatophyta // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 153. P. 37—48. — *Rodrigues-Garsia M. I.* Elektronenmikroskopische untersuchungen von tapetum und meiocyten wanrend der microsporogenesis bei *Scilla non-scripta* // Pollen et Spores. 1978. Vol. 20, N 4. P. 467—484. — *Rowley J. R.* Substructure within the endexine, an interpretation // J. Palynol. 1987—1988. Vol. 23—24. P. 29—42. — *Rowley J. R., Walles B.* Origin and structure of Ubisch bodies in *Pinus sylvestris* // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1987. Vol. 56, N 2. P. 215—227. — *Sheffield E., Bell P. R.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in a fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. // Ann. Bot. 1979. Vol. 44, N 4. P. 393—405. — *Sheffield E., Bell P. R.* Current studies of the Pteridophyte life cycle // Bot. Rev. 1987. Vol. 53, N 4. P. 442—490. — *Southworth D.* Solubility of pollen exines // Amer. J. Bot. 1974. V. 61, N 1. P. 36—44. — *Zavada M., Taylor Th. N.* Pollen morphology of *Lactoridaceae* // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 154. P. 31—39.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 V 1989.

SUMMARY

At the beginning of the tetrad period of *Magnolia delavayi* in callose of the tetrads, in loculus of anther and near the tapetal cells, the osmiophilic particles of irregular shape are observed. They seem to originate from tapetum, penetrate callose and become involved in the formation of the primexine matrix. Initially the matrix is fibrillar and undifferentiated, then it becomes reorganized and the hexagonal pattern appears in it. The appearance of the primexine matrix at this time is very similar to that of *Michelia fuscata*. Later, the protectum and procolumellae appear in it; the association of the margins of the AER cisternae with the sites of procolumellae formation is observed. At the beginning of the posttetrad period a foot layer of ectexine and a fairly thick lamellae of endexine are formed. In the course of the proorbicule formation during the tetrad period, the halo of fine-structured substance appear around each proorbicule. It seems to represent the tapetal plasma membrane glycocalyx.

The determination of the exine pattern by the cytoplasmic organelles (for example, by ER cisternae) appears rather unlikely because this mechanism is too rough; besides, the question arises at once, by which way their (ER cisternae) behaviour is determined. It is more probable that the ER and its aggregates synthesize precursors of sporopollenin and secrete them to the exine under construction. The most surprising thing is the diversity of forms of aggregated and nonaggregated ER, which is observed in the microspores of the *Magnoliaceae*; e. g. the ER en cotte de mailles (*Michelia fuscata, Manglietia tenuipes*), the tubular ER enveloped by the ribosomal complex (*Manglietia tenuipes, Magnolia delavayi*), polycisternous aggregations of RER with the long parallel sinuous cisternae separated by osmiophilic substance (*Liriodendron chinensis*), tubular and cisternal AER (in all the species mentioned). The final result of sporoderm morphogenesis, the mature exine, is very similar in all these species. It indicates that the modes of realization of the same definite morphogenetic result can be different.

УДК 581.9 : 582.29(571.15)

Н. В. Седельникова, Ник. Н. Лащинский

ЛИШАЙНИКИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ САЛАИРА (Алтае-Саянская горная область)

N. V. SEDELNIKOVA, Nik. N. LASHCHINSKIY. LICHENS OF PINE FORESTS OF THE SALAIR MOUNTAIN RANGE (THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN REGION)

Впервые для сосновых лесов Салаира приводится видовой состав лишайников из 248 видов, 67 родов и 30 семейств. Анализируются лишайники-эпифиты и эпилиты, а также эпигейные виды. В географическом спектре лихенофлоры преобладают бореальные лишайники, в ареалогическом — виды широкого расселения — голарктические и плюрирегиональные.

Изучение лихенофлоры сосновых лесов Салаира было начато в связи с полным отсутствием данных по этому региону. Материалами для исследований послужили сборы сотрудника лаборатории экологии Н. Н. Лащинского, произведенные в 1987—1989 гг.

Салаирский кряж расположен в пределах природно-климатических зон лесостепи и луговой степи. Высотная поясность растительности выражается в разделении на два подпояса: березово-сосновых и черневых пихтово-осиновых лесов (Куминова, 1963; Крылов, Крылов, 1969). Особенно отчетливо подпояс березово-сосновых лесов выражен на восточном макросклоне кряжа, где его своеобразие подчеркивается рельефом и почвенным покровом.

Восточный склон кряжа представляет собой крутой уступ высотой 100—200 м, получивший название Тырган. Покровные суглинки здесь отсутствуют, и почвы формируются на делювии хлоритовых сланцев, диоритов, кварцитов, известняков (Малолетко, 1965). Кроме того, на восточном склоне кряжа встречаются карстовые формы рельефа (Большаков, 1938).

В предгорной части кряжа распространены серые и темно-серые лесные оподзоленные почвы на лессовидном карбонатном суглинке. На делювии хлоритовых сланцев нередко формируются бурые лесные оподзоленные почвы мощностью от 50—60 до 160 см с заметной щебнистостью профиля. На выходах мраморизованных известняков и доломитов, встречающихся небольшими участками, появляются крайне маломощные, грубогумусные дерново-карбонатные почвы.

Основная лесообразующая порода здесь — сосна, но в связи с длительной вырубкой лесов для нужд горной промышленности сосновые леса представлены отдельными крупными островами вдоль восточного склона, соединенными массивами производных березовых и осиновых насаждений. Нередка значительная примесь лиственницы, но насаждения с преобладанием лиственницы наблюдаются крайне редко. Большинство типов леса — травяные с хорошо развитым покровом из лесного разнотравья с доминированием *Carex macroura* Meinsh., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. В межгорных понижениях в условиях достаточного увлажнения отмечаются травяно-кустарничковые сосновые леса с преобладанием в травостое

черники и фрагментарным покровом из зеленых мхов. В этих лесах обычно присутствует второй ярус древостоя, образованный пихтой. На маломощных щебнистых почвах развивается густой подлесок из *Caragana arborescens* Lam. По речным долинам изредка встречаются небольшие массивы низинных и переходных болот.

В результате обработки лихенологических материалов выявлено 248 видов из 67 родов и 30 семейств, из которых 2 вида — *Melaspilea inarensis* и *Sarcogyne solitaria* — впервые в СССР, 5 видов — впервые в Азии, 6 видов — впервые в Сибири (табл. 1).

В спектр ведущих семейств входят *Cladoniaceae* и *Physciaceae* (по 30 видов, около 12 % каждое), *Lecanoraceae* (28 видов, около 11 %), *Parmeliaceae* (22 вида, около 9 %), *Usneaceae* (18 видов, около 7 %), *Lecideaceae* (17 видов, около 7 %) и *Caliciaceae* (15 видов, около 6 %). Лихенофлора сосновых лесов Салаира — типично бореальная, имеющая значительное сходство с лесными лихенофлорами европейских районов СССР и Монголии (Голубкова, 1983). Характерным для лесных флор лишайников умеренной зоны Голарктики является и набор ведущих родов — из *Cladonia* (28 видов, около 11 %), *Lecanora* (24 вида, около 10 %), *Usnea* (11 видов, около 4.5 %), хотя роды *Ramalina* и *Caloplaca*, также входящие в спектр ведущих и имеющие центры развития, тесно связанные со Средиземноморьем, подчеркивают гетерогенность лихенофлоры сосновых лесов Салаира.

Различие лихенофлористических спектров сосновых и черневых (Седельникова и др., 1989) лесов Салаира состоит в том, что во флоре лишайников черневых лесов в число ведущих вошли семейства *Arthoniaceae* (14 видов, около 6 %), *Pleosporaceae* (12 видов, около 5 %) и роды *Arthonia* (13 видов, около 6 %), *Bacidia* (10 видов, около 4.5 %), придающие ей особую специфичность и отражающие особенности флорогенеза «черни».

По приуроченности к субстрату лишайники сосновых лесов распределились в три группы: эпифиты (180 видов, около 73 %), эпилиты (57 видов, около 23 %) и эпигейные (28 видов, около 11 %). Необходимо учесть, что некоторые виды лишайников встречаются на разных субстратах, поэтому итоговая сумма встречаемости видов перекрывает фактическое их число. Преимущественное развитие эпифитов вполне закономерно в связи с разнообразием в лесном поясе древесных пород и кустарников. Однако показатели как общего видового разнообразия эпифитной флоры лишайников сосновых лесов, так и отдельно по древесным породам оказались значительно беднее, чем черневых, несмотря на одинаково тщательную обследованность и тех и других типов леса. Это можно объяснить более низкими показателями влажности воздуха сосновых лесов, значительно ограничивающими развитие эпифитов. Кроме того, более сухие условия этих типов леса не способствовали сохранению реликтов мезофитной флоры, что так характерно для «черни».

Лишайники-эпифиты выявлены на 9 древесных породах и кустарниках, кроме того, на древесине и пнях обнаружены 99 видов.

Наибольшим видовым разнообразием лишайников, если не считать древесину и пни, характеризуются пихта (54 вида) и береза (52 вида), затем рябина (46 видов) и лиственница (43 вида), наименьшим — карагана древовидная (6 видов) и сосна (11 видов).

По приуроченности видов к определенным древесным породам мы не выявили, вопреки некоторым исследователям (Андреева, 1974; Макрый, 1985, и др.), связи максимального числа эпифитов с древесными породами, наиболее обычными в изучаемом районе. Трудно для сосны бедность видами лишайников объяснить лишь свойствами коры, так как для лиственницы с примерно такой же корой видовое разнообразие эпифитов почти в четыре раза выше. Здесь, видимо, сказалось влияние комплекса факторов и в первую очередь недостаточной влажности.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав лихенофлоры сосновых лесов Салаира

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
Сем. *Arthoniaceae*												
Arthonia didyma Koerb.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
A. elegans (Ach.) Almqu.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
A. mediella Nyl.	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
A. radiata (Pers.) Ach.	+	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–
A. spadicea Leight.	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Сем. *Opegraphaceae*												
Opegrapha niveoatra (Borr.) Laundon	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
O. vulgata Ach.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сем. *Lecanactidaceae*												
** *Lecanactis deminuens* (Nyl.) Vain.	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Сем. *Chrysothricaceae*												
Chrysothrix candelaris (L.) Laundon	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Сем. *Pleosporaceae*												
Arthopyrenia rhyponta (Ach.) Massal.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szat.	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
L. epidermidis (Ach.) Th. Fr.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
L. lucida Koerb.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
* *L. quercus* (Beltr.) Koerb.	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
L. wienkampii Lahm ap. Hazsl.	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Mycomicrothelia wallrothii (Hepp) D. Hawksw.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сем. *Verrucariaceae*												
** *Dermatocarpon meiophyllizum* Vain.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Сем. *Pyrenulaceae*												
Pyrenula coryli Massal.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Сем. *Caliciaceae*												
Calicium abietinum Pers.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
C. adaequatum Nyl.	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
C. adspersum Pers.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
C. glaucellum Ach.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
C. trabinellum (Ach.) Ach.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Chaenotheca brunneola (Ach.) Müll. Arg.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Ch. chrysocephala (Turn. ex Ach.) Th. Fr.	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
Ch. ferruginea (Turn. ex Sm.) Mig.	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
Ch. furfuracea (L.) Tibell	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–
Ch. gracillima (Vain.) Tibell	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Ch. phaeocephala (Turn.) Th. Fr.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Ch. trichialis (Ach.) Th. Fr. var. *nudiuscula* (Schaer.) Zahlbr.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Cyphelium inquinans (Sm.) Trevis.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
C. lucidum Th. Fr.	+	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	+
C. notarisii (Tul.) Blomg. et Forss.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
Сем. *Thelotremataceae*												
Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
D. scruposus (Schreb.) Norm.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
Сем. *Melaspileaceae*												
Melaspilea inarensis (Vain.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Сем. *Gyalectaceae*												
** *Coenogonium nigrum* (Huds.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Pachiphiale fagicola (Hepp in Arnold) Zw.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. *Heppiaceae*												
Peltula oleifera H. Magn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Peltigeraceae*												
Peltigera canina (L.) Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
P. degenii Gyeln.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
P. didactyla (With.) Laundon	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
P. leptoderma Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
P. mauritzii Gyeln.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
P. polydactyloides Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
P. rufescens (Weis) Humb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
P. scabrosa Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Сем. *Collemataceae*												
Collema subnigrescens Degel.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Leptogium tenuissimum (Dicks.) Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Pannariaceae*												
Pannaria praetermissa Nyl. ap. Chyd. et Furuhj.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Сем. *Lecideaceae*												
Lecidella elaeochroma (Ach.) Choisy	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. euphorea (Flk.) Hertel	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	+
Lecidea atroviridis (Arnold) Th. Fr.	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	+
L. helvola (Koerb. ex Hellbom) Oliv.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+
L. hypnorum Lib.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Porpidia crustulata (Ach.) Hertel et Knoph	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Hypocenomyce scalaris (Ach.) ex Liljebl.) Choisy	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
Catillaria globulosa (Flk.) Th. Fr.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cliostomum graniforme (Hag.) Coppins	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. griffithii (Sm.) Coppins	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bacidia friesiana (Hepp) Anzi	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. hegetschweileri (Hepp) Vain.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. igniarii (Nyl.) Oxn.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
* *B. pulchra* Oxn.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. rubella (Hoffm.) Massal.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhizocarpon grande (Flk. in Flot.) Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Rh. montagnei (Flot. ex Koerb.) Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Lecanoraceae*												
Lecanora allophana Nyl.	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
L. allophana f. *sorediata* (Schaer.) Vain.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. argentata (Ach.) Malme	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
L. argopholis (Ach.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
L. chlarona (Ach.) Nyl.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
L. fuscescens (Sommerf.) Nyl. in Norrlin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. glaucella (Flot.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
L. hageni Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. hypopta (Th. Fr.) Vain.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. intumescens (Dicks.) Rabenh.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. lithophila (Wallr.) Oxn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
L. muralis (Schreb.) Rabenh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
L. orae-frigidae R. Sant.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
L. paroptoides Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. piniperda (Boist.) Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. polytropa (Ehrh.) Rabenh. f. illusoria (Ach.) Leight.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
L. populicola (DC. in Lam. et DC.) Duby	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. pulicaris Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. rugosella Zahlbr.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. saligna (Schrad.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. subintricata (Nyl.) Th. Fr.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. symmicta (Ach.) Ach.	+	—	+	+	—	+	+	+	+	—	—	+
L. umbrina (Ehrh.) Röhl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. varia (Ehrh.) Ach.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
L. vogulorum Vain.	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. cyrtellina (Nyl.) Sandst.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhizoplaca chrysoleuca (Smith) Zopf	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Rh. melanophthalma (Ram.) Leuckert et Poelt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Aspiciliaceae*												
Aspicilia aquatica Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. cinerea (L.) Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. cinereorufescens (Ach.) Massal.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. laevata (Ach.) Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. myrini (Th. Fr.) Stein in Cohn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
* *A. protuberans* Räs.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
** *A. sphaeroidea* (Oxn.) Sedeln.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
** *A. supertegens* Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. verrucigera Hue	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Hypogymniaceae*												
Hypogymnia encausta (Sm.) W. Wats.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
H. physodes (L.) Nyl.	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+
H. vittata (Ach.) Gas.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Сем. *Parmeliaceae*												
Flavopunctelia soredica (Nyl.) Hale	—	—	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—
Melanelia disjuncta (Erichs.) Essl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
M. exasperata (DNot.) Essl.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
M. exasperatula (Nyl.) Essl.	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	+
M. infumata (Nyl.) Essl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
M. olivacea (L.) Essl.	+	—	+	+	—	+	+	+	—	—	—	+
M. septentrionalis (Lynge) Essl.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
M. sorediata (Ach.) Goward et Ahti	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
M. subargentifera (Nyl.) Essl.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Neofuscella pulla (Ach.) Essl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
N. ryssolea (Ach.) Essl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Parmelia saxatilis (L.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
P. sulcata Tayl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+
Xanthoparmelia conspersa (Ehrh. ex Ach.) Hale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
X. taractica (Krempelh.) Hale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
P. hyperopta (Ach.) Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Platismatia glauca (L.) C. Culb. et W. Culb.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Cetraria islandica (L.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. pinastri (Scop.) S. Gray	—	—	+	—	+	+	—	+	—	—	+	+
Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Cetrelia cetrarioides (Del. et Duby) C. Culb. et W. Culb.	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Сем. *Usneaceae*												
Evernia esorediosa (Müll. Arg.) DR.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
E. mesomorpha Nyl.	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+
B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+
B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
B. subcana (Nyl. ex Stiz.) Brodo et D. Hawksw.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Usnea cavernosa Tuck.	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
U. esthonica Räs.	+	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	+
U. filipendula Stirt.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. fragilescens Hav.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. fulvoreagens (Räs.) Räs.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. glabrata (Ach.) Vain.	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
U. glabrescens (Nyl.) Vain.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. hirta (L.) Wigg.	+	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
U. perplexans Stirt.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. subfloridana Stirt.	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
U. sublaxa Vain.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Сем. *Ramalinaceae*												
Ramalina almquistii Vain.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
R. asahinana Zahlbr.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
R. calicaris (L.) Fr.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
R. farinacea (L.) Ach.	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
R. obtusata (Ach.) Bitt.	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
R. pollinaria Ach.	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+
R. polymorpha Ach.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
R. thrausta (Ach.) Nyl.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. *Stereocaulaceae*												
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Сем. *Cladoniaceae*												
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. amaurocraea (Flk.) Schaer.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
C. anomaea (Ach.) Ahti et P. James in Ahti	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
C. bacillaris (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. bacilliformis (Nyl.) Vain.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. botrytes (Hagen) Willd.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. capitata (Michx.) Spreng.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. cariosa (Ach.) Spreng.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. carneola (Fr.) Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
C. cornuta (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. crispata (Ach.) Flot.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
C. decorticata (Flk.) Spreng.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. deformis (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. fimbriata (L.) Fr.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. flabelliformis (Flk.) Vain.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
C. floerkeana (Fr.) Flk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. gracilis (L.) Willd.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. gracilis var. *dilacerata* Flk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. incrassata Flk.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. incrassata f. *epiphylla* (Fr.) Sandst.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. incrassata f. *pallidicarpa* Sandst.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. macilenta Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. macroceras (Flk.) Ahti	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. ochrochlora Flk.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+
C. phyllophora Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. pleurota (Flk.) Schaer.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. pyxidata (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. squamosa (Scop.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. subcervicornis (Vain.) DR.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Cladina mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. mitis f. *tenuis* Sandst.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
C. stellaris (Opiz) Brodo	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Сем. *Umbilicariaceae*												
Umbilicaria muehlenbergii (Ach.) Tuck.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Acarosporaceae*												
* *Acarospora anomala* H. Magn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
A. badiofusca (Nyl.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. cervina Massal.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. glaucocarpa (Wahlenb.) Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
A. veronensis Massal.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
* *Biatorella conspurcans* Norm.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Sarcogyne solitaria H. Magn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Сем. *Pertusariaceae*												
Pertusaria alpina Hepp	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. *Candelariaceae*												
Candelaria concolor (Dicks.) Stein	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+
C. crenulata (Wahlenb.) Zahlbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
C. kuusamoënsis Räs. var. *areolata* Hakul.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. lutella (Vain.) Räs.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
C. vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. xanthostigma (Pers.) Lett.	+	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+
Сем. *Teloschistaceae*												
Caloplaca cerina (Ehrh.) Th. Fr.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
** *C. conglomerata* (Bagl.) Jatta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. decipiens (Arnold) Blomb. et Forss.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. ferruginea (Huds.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+

Семейство, род, вид лишайника	Субстраты											
	Abies sibirica	*Populus tremula*	*Betula pendula*	*Sorbus sibirica*	*Pinus silvestris*	*Larix sibirica*	*Salix* sp. sp.	*Padus racemosa*	*Caragana* sp. sp.	Камни	Почва, мхи	Древесина, пни
C. flavovirescens (Wulf.) DT. et Sarnth.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. granulosa (Müll. Arg.) Jatta	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. haematites (Chaub. ex St.-Amans) Zw.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
C. holocarpa (Hoffm.) Wade	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+
C. saxicola (Hoffm.) Nordin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
C. vitellinula (Nyl.) Oliv.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Xanthoria aureola (Ach.) Erichs.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
X. candelaria (L.) Arnold	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+
Сем. *Physciaceae*												
Buellia badia (Fr.) Massal.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
B. disciformis (Fr.) Mudd	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
B. erubescens Arnold	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. insignis (Naeg. ex Hepp) Th. Fr.	+	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
B. punctata (Hoffm.) Massal.	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+
B. schaereri DNot.	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	+
B. stigmatea Koerb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Dimelaena oreina (Ach.) Norm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Rinodina archaea (Ach.) Arnold	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
R. cinereovirens (Vain.) Vain.	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—
R. conradii Koerb.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. exigua (Ach.) S. Gray	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. exiguella (Vain.) H. Magn.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. pyrina (Ach.) Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
R. septentrionalis Malme	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
R. sophodes (Ach.) Massal.	+	—	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Ph. constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Ph. hirsuta (Mereschk.) Moberg	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Ph. nigricans (Flk.) Moberg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ph. sciastra (Ach.) Moberg	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Physcia adscendens (Fr.) Oliv.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ph. aipolia (Ehrh.) Fürnr.	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+
Ph. caesia (Hoffm.) Fürnr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Ph. dubia (Hoffm.) Lett.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+
Ph. stellaris (Ach.) Nyl.	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—
Ph. tenella (Scop.) DC.	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+
Physconia detersa (Nyl.) Poelt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Ph. distorta (With.) Laundon	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ph. grisea (Lam.) Poelt	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. *Micareaceae*												
Scoliciosporum umbrinum (Ach.) Arnold	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Micarea nitschkeana (Lahm. ex Rabenh.) Harm.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов	54	36	52	46	11	43	27	22	6	56	28	99

Примечание. Звездочкой обозначены виды, новые для лихенофлоры Азии; двумя звездочками — виды, новые для Сибири.

Семейства и роды в таблице расположены по системе Poelt (1973), а виды — в алфавитном порядке.

Своеобразной оказалась группа лишайников-эпифитов, поселяющихся на древесине и пнях и обычно выделяемых в отдельную группу эпиксилов. Кроме представителей семейств *Caliciaceae*, *Lecideaceae*, *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, широко распространенных на этих субстратах, в изучаемом подпоясе были

ТАБЛИЦА 2

Распределение лишайников по географическим элементам и типам ареала

Географический элемент	Типы ареала, число видов											Общее число
	Азиатский	Евразиатский	Евразо-американский	Голарктический	Плюрирегиональный	Голарктико-нотарктический	Центрально-азиатский	Кавказско-азиатский	Монгольско-сибирский	Американо-азиатский	Субсредиземноморский	
Арктоальпийский	—	1	—	4	2	1	—	—	—	—	—	8
Гипоарктомонтанный	—	1	2	11	5	1	—	—	—	1	—	21
Монтанный	1	8	6	18	23	1	1	—	1	—	3	62
Бореальный	2	11	18	25	41	8	—	—	—	—	—	105
Неморальный	—	6	9	11	1	1	—	1	—	—	—	39
Степной	1	2	—	3	5	—	1	—	—	—	1	13
Всего	4	29	35	72	87	12	2	1	1	1	4	248

найдены новые для СССР и Азии *Melaspilea inarensis, Lecanactis deminuens, Acarospora anomala, Biatorella conspurcans.*

В группе эпилитов отмечены кальцефилы, силикофилы, а также виды, не отдающие предпочтения какому-то определенному субстрату: их можно встретить на коре, древесине и других субстратах. Некоторые виды, например *Dimelaena oreina, Diploschistes scruposus*, найдены на конгломератах с содержанием извести, хотя обычно проявляют себя как кальцефобы.

Группа эпигейных лишайников малочисленна и представлена видами с жизненными формами листоватого и кустистого слоевища. Больше всего напочвенных лишайников найдено на опушках разнотравно-вейникового и разнотравно-коротконожкового соснового леса, в других местообитаниях лесного пояса они не конкурентоспособны разнотравью.

Интересные результаты дал географический анализ лихенофлоры (табл. 2).

В географическом спектре лихенофлоры сосновых лесов преобладающая роль (105 видов, около 42.3 %) принадлежит бореальным лишайникам, второе место занимают монтанные виды (62 вида, около 25 %).

Значительная часть видов бореального элемента объединяется в голарктический и плюрирегиональный типы ареала и характеризуется широким расселением в Голарктике. В основном это виды, растущие на коре хвойных деревьев и древесине, немало представителей данного элемента среди эпигейных кладоний.

Явное преобладание видов голарктических и плюрирегиональных отмечается и в монтанном элементе, присутствие которого придает лихенофлоре специфические черты благодаря разнообразным генетическим связям входящих в него лишайников. Генезис многих представителей монтанных эпифитов тесно связан с бореальной лихенофлорой. Это лишайники семейств *Caliciaceae, Lecideaceae, Usneaceae* и др. Внимательного рассмотрения заслуживают монтанные лишайники, генетические корни которых ведут к неморальной лихенофлоре, и среди них некоторые представители семейств *Physciaceae, Pertusariaceae, Parmeliaceae.* К древнему Средиземноморью, оказавшему значительное влияние на формирование монтанной лихенофлоры Южной Сибири, тяготеют виды из родов *Caloplaca, Ramalina, Aspicilia, Acarospora.*

Лишайники неморального элемента занимают третье место в лихенофлоре сосновых лесов (39 видов, около 16 %) и их местообитания приурочены в основном к коре мелколиственных пород и пихты.

Особое своеобразие сосновым лесам Салаира придают гипоарктомонтанные и арктоальпийские лишайники (общее количество которых достигает почти 30 видов), не характерные низкогорным лесам. Для видов *Rhizoplaca chrysoleuca, Rh. melanophthalma, Acarospora badiofusca* и других произрастание в данном

подпоясе можно объяснить кальцефилией, облегчающей миграции и расширяющей пределы существования вида. Что же касается арктоальпийских *Aspicilia aquatica, A. myrini, A. cinereorufescens, Hypogymnia encausta*, гипоарктомонтанных *Cladonia acuminata, C. amaurocraea, C. deformis, Stereocaulon paschale* и других, их, видимо, следует рассматривать как гляциальные реликты.

В географических спектрах лихенофлор сосновых и черневых лесов Салаира нетрудно заметить существенные различия. В черневых лесах соотношение неморальных и бореальных видов лишайников отличается незначительно (соответственно 35 % и 40 %), в сосновых лесах бореальный элемент существенно преобладает над неморальным (42.5 % и 16 % соответственно). В монтанном элементе черневых лесов преобладают лишайники, генезис которых связан с тургайской и тропической флорами, в то время как в сосновых лесах у значительной части монтанных лишайников генетические корни тянутся к бореальной лихенофлоре или древнесредиземноморской.

Таким образом, даже в общих чертах проведенное сравнение лихенофлор сосновых и черневых лесов свидетельствует о различиях, связанных со сложными историческими событиями, происходившими в Южной Сибири и по-разному отразившимися на развитии флоры Салаира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. И. Эпифитные лишайники Северного Казахстана // Ботан. материалы Гербария Ин-та ботан. АН КазССР. Алма-Ата: Наука, 1974. Вып. 8. С. 112—119. — *Большаков П. М.* Карст Северо-Восточного Салаира // Вестн. Зап.-Сиб. геол. треста. 1938. № 1. С. 12—19. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Крылов Г. В., Крылов А. Г.* Леса Западной Сибири // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 157—247. — *Куминова А. В.* Растительность гор // Западная Сибирь. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 222—229. — *Макрый Т. В.* Эпифитные лишайники Байкальского хребта // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1441—1451. — *Малолетко А. М.* Неотектоника Салаирского кряжа // Тез. докл. совещ. по геоморфологии и неотектонике Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1965. С. 17—18. — *Седельникова Н. В., Лащинский Н. Н., Лузанов В. Г.* Эпифитные лишайники черневых лесов Салаира // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1572—1583. — *Poelt J.* Classification // The Lichens. New York; London, 1973. P. 599—632.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 30 XI 1989.

SUMMARY

The list of the lichen species of the Salair pine forests includes 247 species from 65 genera and 30 families. The predominance of the boreal species with holarctic and pluriregional areas has been revealed.

УДК 581.524.41 : 581.526.533

Б. А. Юрцев

ПРОБЛЕМЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ТУНДРОВОГО ТИПА РАСТИТЕЛЬНОСТИ [1]

B. A. YURTSEV. THE PROBLEMS OF IDENTIFICATION OF THE TUNDRA TYPE OF VEGETATION

С нетрадиционных позиций выявлены общие позитивные признаки разнообразных тундровых сообществ, позволяющие обосновать выделение единого тундрового типа растительности (ТТР): 1) характерные, обычно господствующие биоморфы ТТР — кустарнички, низкие кустарники, мхи, лишайники, кочкообразующие, подушковидные и другие травы — вследствие низкорослости зимой укрыты снегом, летом расположены в более теплом приземном слое воздуха; кустарники способны плавно регулировать высоту, переходя в суровых условиях в ярус кустарничков; 2) для этих биоморф характерен экономный оборот ресурсов, долговечность частей; 3) для тундр модально сосуществование мелкодревесных растений, мхов и лишайников в разных соотношениях; 4) формирование тундровой дернины в виде кислых органогенных «подушек», пронизанных корнями и корневищами; 5) факультативная особенность — перфорированность тундровой дернины, наличие специфических наноэкотопов (оголенного криотурбированного субстрата); 6) наличие обширного ядра видов с максимальной ценотической ролью в ТТР.

В советской геоботанической литературе с давних пор существуют 2 альтернативных подхода к выделению высших единиц при классификации тундровой растительности.

Первый, восходящий к работам В. Б. Сочавы (1931, 1964; Сочава, Городков, 1956), А. А. Корчагина (1933), Б. Н. Городкова (1935), В. Н. Андреева (1954) и позднее развиваемый В. Д. Александровой (1977) и С. А. Грибовой (1980), рассматривает плакорную и значительную часть неплакорной растительности тундровой зоны и гольцовых высокогорий таежной как единый тундровый тип растительности (ТТР), специфичный для данных зон и пояса, потому диагностический для них.

Этот подход к выделению ТТР, как правило, исходит из постулата, что каждая растительная зона должна иметь специфический для нее тип растительности, господствующий по крайней мере в плакорных условиях. При этом возникает опасность круга в понятиях: зона определяется через тип растительности, а тип растительности иногда невольно «подгоняется» под соответствующую зону.

Рассмотрим критерии, традиционно выдвигаемые для обоснования ТТР.

1. Отвечное безлесие — отсутствие яруса деревьев. Имеется в виду то, что низкорослость, малоярусность тундровых сообществ первична, не связана со сведением древесного яруса человеком или какими-то естественными кратковременными негативными факторами (отличие от верещатников и им подобных сообществ кустарничков лесной зоны). Впрочем, Городков (1935, 1946), напротив, подчеркивает вторичную малоярусность тундровых сообществ (имея

[1] Доложено 15 сентября 1989 г. на Седьмом всесоюзном совещании по классификации растительности (Березинский биосферный заповедник). Тезисы доклада опубликованы ранее (Юрцев, 1988в).

в виду их производность от третичных таежных лесов и отчасти от голоценовых) эпохи термического максимума (гипситермала, альтитермала). Но во втором случае речь идет о филоценогенезе гипоарктической тундры, притом в чересчур прямолинейной интерпретации Городкова.

Отсутствие яруса деревьев — важная родовая особенность тундровой растительности, однако не специфичная для нее. Это — показатель экологически экстремальной ситуации (в данном случае — лимитированности летнего тепла), общий с аридными и семиаридными типами растительности, с водно-болотной растительностью, высокогорно-луговой и т. д.

2. Если первый критерий негативного характера, то, согласно второму, господствующей биоморфой тундровых сообществ являются кустарники, либо кустарнички, либо мхи, либо лишайники или же любая комбинация этих биоморф; из трав наиболее характерны кочкообразующие или подушковидные, если же другие — то они обычно сочетаются с представителями названных биоморф. Таким образом, второй критерий альтернативный (либо — либо), что подчеркивает структурную неоднородность тундровой растительности.

3. Альтернативным по природе является и третий критерий — господство в составе тундровых сообществ представителей следующих зональных (широтных) географических типов: арктического, арктоальпийского (собственно арктоальпийского и/или метаарктического, отличающегося от арктоальпийского sensu stricto тем, что вне Арктики эти виды встречаются только в примыкающих к Арктике субарктических высокогорьях — высокогорьях подзоны северной тайги), гипоарктического и арктобореального (для представителей последнего характерно более или менее повсеместное распространение не только в северной части таежной зоны, но и в средней, и южной; арктобореальные виды часто именуют просто бореальными, но в отличие от собственно бореальных они широко распространены, а иногда и находят свой ценотический оптимум в полосе гипоарктических тундр, таковы, например, *Eriophorum vaginatum,*[2] *E. polystachion* и многие другие).

За широтным (зональным) типом ареала скрывается отношение вида к термоклиматической зональности. Виды, приуроченные к холодным безлесным зонам и поясам гор (арктические, метаарктические, арктоальпийские), часто именуют гекистотермными (по A. De Candolle) или криофитами (в уточненной трактовке этого термина); виды, свойственные южным частям тундровой и северным частям таежной зон (гипоаркты), — субгекистотермными, или гемикриофитами; арктобореальные виды обычно считают микротермными, хотя нередко они объединяют серию широтных замещающих климатипов, из которых в тундре распространены субгекистотермные и гекистотермные климатипы. Так, гипоарктический кустарниковый вид ивы *Salix pulchra* представлен в арктических тундрах о-ва Врангеля специфической криофильной облигатно-простратной расой (экотипом).

Смысл третьего критерия в том, что тундровая растительность обладает ядром видов, в той или иной степени специфичных для нее. Однако по широтному профилю соотношение гекистотермных, субгекистотермных и условно-микротермных видов резко изменяется — в высокоарктических тундрах два последних типа часто не представлены, а в южных гипоарктических отмечается дефицит арктических, а часто и арктоальпийских видов.

В группе гекистотермных (криофильных) видов иногда выделяют виды с оптимумом в подзоне арктических тундр (эваркты, в смысле Ю. И. Чернова, 1978; Чернов, Матвеева, 1979, 1986) и виды с оптимумом в подзоне типичных (северных гипоарктических) тундр (гемиаркты); выделяют также виды высокоарктические (гипераркты, гипергекистотермы), тяготеющие к высоко-

---

[2] Латинские названия даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987).

арктическим тундрам (полярным пустыням), однако таковых известно очень немного и обычно они общи с подзоной арктических тундр.

Четвертый критерий — мозаичное сложение тундровых сообществ. По этому критерию, например, Андреев (1954) и Александрова (1977) отделяют кустарниковые тундры (где мозаично чередуются клоны кустарников и малоярусные микрогруппировки без кустарников) от тундровых кустарников. Однако некоторые несомненные тундры (например, цельнопокровные дриадовые) также бывают достаточно гомогенны, поэтому существенность данного критерия может быть оспорена.

Вот одно из последних определений тундрового типа растительности, данное Александровой (1977): «Включает полидоминантные сообщества гекистотермных и отчасти микротермно-гекистотермных мезофильных, ксеромезофильных и гидромезофильных гипоарктических, арктических и арктоальпийских кустарников, кустарничков, травянистых многолетников, мхов и лишайников (в разном сочетании), отличающихся мозаичностью сложения, развитые на автоморфных почвах» (с. 12). (Замечу, что тундры развиваются не только на автоморфных и автономных почвах, но и на гидроморфных аллювиальных также!)

Альтернативность 2-го и 3-го критериев подчеркивает разнородность тундровой растительности в данных отношениях (по составу господствующих биоморф и по составу зональных — термоклиматических — типов). В этом отношении тундровая растительность отличается от степной, таежно-лесной, неморально-лесной и даже луговой, но сходна с пустынной или, скажем, болотной. Понятно, что это не могло не вызвать критики концепции единого ТТР со стороны части тундроведов (Дедов, 1931; Цинзерлинг, 1932; Самбук, 1937; Лесков, 1947; в последнее время — Катенин, 1972, 1981; Матвеева, 1985), выступивших в качестве приверженцев традиций Брокман-Йероша и Рюбеля — традиций выделения типов растительности только по господствующей биоморфе. С этой точки зрения тундровая растительность (в смысле сторонников единого ТТР) должна быть распределена между кустарниковым, кустарничковым, моховым, лишайниковым и травяным типами растительности. Даже в случае фактического равенства обилия и покрытия представителей разных классов биоморф в конкретных сообществах предпочтение с помощью формальных пороговых критериев отдавалось одной из них (Матвеева, 1985).

Более дифференцированный подход к выделению типа растительности (ТР) мы видим в последних работах А. Е. Катенина (1981). Так, в своей схеме классификации растительности Гильмимлинейских горячих источников (Чукотский п-ов) наряду с типами кустарниковой и кустарничковой растительности он выделяет типы травяно-кустарниковой и травяно-кустарничковой растительности; травяную растительность подразделяют на несколько ТР: мезофитной травяной растительности (луга), петрофитной травяной, галофитной травяной, гидрофитной травяной и т. д.; выделяется также ТР полутрав (с господством *Chamaepericlymenum suecicum* или *Rubus arcticus*). В докладе о классификации растительности юго-запада Чукотского п-ова им выделены ТР кустарниковый, кустарничковый, мохообразный, лишайниковый, а травяной подразделен на кочкарно-травяной, граминоидный и гербоидный. По крупным подразделениям классификации биоморф выделяются и подтипы растительности. Так, кустарничковый ТР подразделен на подтипы гемипростратнокустарничковый, шпалернокустарничковый, рыхлоподушковиднокустарничковый и прямостояче-кустарничковый.

Замечу, что и большинство авторов, выделяющих единый тундровый тип растительности, не включает в него относительно гомогенные заросли тундровых кустарников, трактуя его как самостоятельный ТР: «тундровые кустарники», «заросли гипоарктических кустарников», «кустарниковый гипоаркто-подгольцовый» (аналогичная ситуация и со степными кустарниками).

Переходя к изложению собственной точки зрения, я должен признать, что первоначально (и достаточно долго) я также присоединялся к критикам концепции единого ТТР, считая ее предвзятой («подгонка под зону»), маскирующей структурное разнообразие тундровой растительности. Само определение ТР через альтернативное перечисление господствующих биоморф, которые могут господствовать в тундре единолично или в любых сочетаниях, мне казалось логически несостоятельным, поскольку не найдены общие, объединяющие, позитивные характеристики этих биоморф. С этой точки зрения тундра, скорее, ландшафтная мегакомбинация различных ТР, в разной степени специфичных для зоны или пояса. По мнению Александровой (1969), наиболее близка к этой точке зрения трактовка тундрового типа растительности Сочавы (1964), подчеркивающая флоро- и филоценогенетическое единство циркумполярной тундровой растительности (без разделения ее на долготные фратрии).

Оговорюсь, что мне и тогда органически чужд был формально-морфологический подход к выделению типов растительности по крупной единице классификации биоморф — Lignosa, Herbosa, Muscosa, Lichenosa и т. п., хотя, конечно, и в них есть какой-то резон, некоторая структурная определенность. Однако более плодотворным мне представляется подход, намеченный А. П. Шенниковым (1935) в его классическом определении лугов и развитый далее Е. М. Лавренко (1938, 1956). Суть его в том, что в основу выделения высших единиц классификации сообществ кладется не только преобладающий структурный тип растений — биоморфа, но также его фундаментальные экологические особенности, в том числе отношение к режиму увлажнения и термическому типу климата. Тем самым достигается не только структурная и экологическая определенность ТР, но в значительной степени также ботанико-географическая и даже флористическая.[3]

Толчком к дальнейшим изысканиям послужило осознание того, что вне зависимости от той или иной синтаксономической трактовки тундровой растительности исследователи-тундроведы обычно сходятся в разграничении тундровых сообществ от нетундровых (в тундровой зоне), например от лугов, степей, болот и т. д. В монографии 1974 г. (Юрцев, 1974) мною было предложено общее определение тундровой растительности (без обсуждения вопроса о ее синтаксономическом статусе).

Еще раньше (Юрцев в: Петровский, Матвеева, 1968; Юрцев, 1988а, б) была сформулирована концепция ценобиоморфы как объединения разных биоморф со сходным «ценоэффектом», т. е. сходной ролью в сложении и жизни сообщества. Дело в том, что геоботаники, используя критерий господствующей биоморфы или экобиоморфы, нередко слишком слепо следуют биоморфологам в классификации жизненных форм, не взвешивая те или иные структурные особенности растений по их ценоэффекту.

И наконец, сравнительно недавно, обсуждая вопрос о приложимости системы ценотипов Раменского—Грайма к тундровым растениям (Юрцев, 1984, 1986), я пришел к заключению, что различные господствующие биоморфы тундровых сообществ — будь то гемипростратные кустарники, кустарнички, стланички, даже мхи и лишайники, также травянистые хамефиты — имеют целый ряд общих особенностей, по которым они могут быть сближены в классификации ценобиоморф. Это позволяет выдвинуть новые (дополнительные) аргументы в пользу единства тундрового типа растительности, более четко очертить его зонально-поясный диапазон распространения и его генетические отношения к другим типам растительности.

Рассмотрим критерии выделения ТТР (2 первых как раз и подчеркивают сходство господствующих биоморф тундры как ценобиоморф).

---

[3] Отсюда — тенденция к сближению высших единиц в эколого-физиономических и эколого-флористических классификациях.

1. Если отсутствие деревьев — негативная особенность тундровых сообществ, то в качестве общей позитивной особенности их характерных биоморф следует назвать их низкорослость, благодаря чему даже мелкодревесные формы (от кустарников и стлаников до простратных кустарничков-стланичков, не говоря уже о мхах и лишайниках) зимой, как правило, бывают укрыты снегом от зимней ветровой шлифовки — снеговой корразии; не меньшее значение это имеет и в летнее время, определяя расположение ассимилирующих органов в более теплом приземном слое воздуха; не случайно уже в подзоне арктических тундр абсолютно преобладают простратные кустарнички (стланички), гемипростратные (*Cassiope tetragona*) играют значительно меньшую роль или отсутствуют. Настоящие кустарники, как правило, отсутствуют уже в северном варианте подзоны гипоарктических тундр, вне зависимости от глубины снегового покрова. Низкорослость тундровых мелкодревесных форм достигается не только за счет малых годичных приростов, но и — у большинства гемипростратных и простратных кустарников и кустарничков (точнее, стлаников и стланичков) — за счет активного полегания более старых частей скелетных осей, вследствие неравномерного роста их верхней и нижней стороны, и только у более редких в тундре геоксильных форм — за счет сокращения цикла развития надземных многолетних осей. Имеет определенное значение также сезонное (осеннее) полегание надземных стволиков как механическое (под тяжестью снега), так и за счет неодинаковых модулей расширения—сжатия при изменении температуры верхней и нижней стороны ветвей, что достигло высшего выражения у кедрового стланика, стволики которого ложатся на землю осенью еще до выпадения снега, под действием низких температур (Гроссет, 1959).

Различие между тундровыми кустарниками и кустарничками значительно ослабляется тем, что первые обладают способностью плавно регулировать свою высоту — применительно к зимним (путем обмерзания торчащих над настом ветвей) и летним условиям, переходя в крайних условиях в ярус гемипростратных, а затем и простратных кустарничков (т. е. изменять свою ценобиоморфу). Этой способностью обладают и многие виды таежных деревьев, выходящие на северную и верхнюю границы редколесий. Следствием этой особенности тундровых сообществ является их малоярусность — вплоть до практической одноярусности.

2. Для названных мелкодревесных форм тундровых сообществ, как и для мхов и лишайников, а также подушковидных (включая ковровые формы «травянистых хамефитов») и отчасти для кочкообразующих трав характерна продукционная стратегия патиента-стайера (Юрцев, 1984, 1986): медленный рост, долговечность, часто и вечнозеленость (или летнезеленость без сбрасывания отмирающих осенью листьев), что определяет экономный оборот ресурсов и соответствует низкому уровню последних; речь должна идти не только об относительно низких температурах лета (средняя температура самого теплого месяца обычно ниже 10°, редко 12°) и его краткости, но и о дефиците оснований в почве, а также фосфора и азота. Отнюдь не случайно в южных гипоарктических тундрах местами достаточно сильны также позиции стланиковых форм ряда таежных видов деревьев (елей, лиственниц, берез) с той же продукционной стратегией.

Сходную тенденцию усиления роли и увеличения разнообразия мелкодревесных форм (в данном случае полукустарничков и полукустарников, а также ксерогенных кустарничков) мы видим и в зоне пустынь (Рачковская, 1989а, б), где фактором в минимуме, однако, являются не тепло и не запас оснований, а влага. Конечно, в систематическом, биолого-морфологическом и экологическом отношениях тундровые и пустынные мелкодревесные растения полярно контрастны.

Следствием преобладания в тундровых сообществах медленно растущих, долговечных растений является не только их низкорослость, но и стабильность

структуры, низкая реактивность (по сравнению, скажем, с травяной растительностью), что предъявляет особые требования к классификации этих сообществ. Доминанты-эдификаторы зональных тундровых сообществ, такие как расы *Betula nana* s. l., виды *Dryas*, я отношу к ценотипу виолентов неблагоприятных условий (Юрцев, 1984, 1986). Немалую роль в них играют и травянистые многолетники, из них корневищные и кочкообразующие, а в арктических тундрах также подушковидные виды нередко входят в число основных доминантов (виолентов), другие (например, корневищные виды злаков) являются ценопатиентами, но становятся основными задернителями в местах нарушений покрова (виды *Arctagrostis, Calamagrostis, Poa*).

3. Для тундровых сообществ крайне характерно формирование в самых разных сукцессионных рядах тундровой дернины — кислых органогенных подушек, пронизанных корневищами и корнями; для активных, процветающих видов полосы гипоарктических тундр (от южных и подзоны стлаников до северных) характерна органофильность — приуроченность подземных побегов и корней к органогенным (торфянистому, перегнойному или грубогумусному) горизонтам, способность извлекать из них основания, азот и фосфор, как правило, с помощью микоризы. (Впрочем, такие характерные доминанты гипоарктических тундр, как *Eriophorum vaginatum* и *Rubus chamaemorus*, компенсируют отсутствие микоризы наличием мощной корневой системы из недолговечных придаточных корней, идущих вглубь вплоть до кровли вечной мерзлоты; виды *Pedicularis* — полупаразиты, виды *Pinguicula* — насекомоядные растения).

Формирование органогенных подушек затрудняет тепло-, газо- и влагообмен, способствует подъему уровня вечной мерзлоты и выщелачиванию почвы — отсюда известная автономность климаксных тундровых сообществ относительно пестроты минерального субстрата. Большинство видов южно-тундровых флор не способно расти в мощной тундровой дернине и оттеснено на экстра- и интразональные экотопы, где она нарушена, отсутствует или маломощна, либо же перфорирована голыми пятнами. В горных условиях, а также в более северных подзонах (особенно в подзоне арктических тундр) тундровая дернина истончается; обычно она сильно перфорирована и становится доступна для разнообразных органофобных видов — арктических и арктоальпийских.

В структуре тундровой дернины целесообразно различать «арматуру» — ветвящиеся корневища и корни сосудистых растений — и ее заполнение — «цемент». В наиболее распространенном случае заполнителями являются мхи и лишайники, однако у «ковровых» простратных и подушковидных форм «заполнение» могут поставлять отмирающие листья, короткие побеги и т. д. Клоны сосудистых растений могут замещать друг друга в пространстве (при плотнокуртинном росте) или чаще диффузно перемешиваться. В некоторых вариантах моховых и лишайниковых щебнистых тундр дернина состоит из одного «цемента» без «арматуры».

4. Характерной, однако не облигатной особенностью тундровой растительности является перфорированность тундровой дернины — наличие пятен обнаженного грунта разного генезиса, солифлюкционных полос — вплоть до размещения фрагментов тундровой дернины на фоне обнаженного минерального субстрата (куртинные тундры). Степень обнаженности субстрата возрастает с юга на север (параллельно истончению дернины), а также в горных условиях (а в них — снизу вверх). Впрочем, часто пятна бывают затянуты корочкой лишайников, водорослей с участием мелких мхов. Наличие голых пятен способствует аэрации и прогреванию грунта, пятна часто пронизаны корневыми системами растений, образующих дернину, обнаруживая значительную биологическую продуктивность, в том числе и фиксацию атмосферного азота почвенными водорослями (Гецен, 1985). Микросукцессионные циклы образования и зарастания голых пятен обеспечивают обновление тундровой дернины по частям и тем самым ее долговечность («циклический климакс», по А. А. Тишкову).

В полосе гипоарктических тундр с мощной тундровой дерниной пятна обычно дают приют арктическим и арктоальпийским видам органофобов. В высокоарктических тундрах (полярных пустынях) тундровая дернина развита фрагментарно — в виде гумусовых карманов под отдельными «подушками» или семиагрегациями, хотя минеральный субстрат нередко затянут корочкой водорослей, лишайников, мелких мхов. Это очень не похоже на гипоарктические тундры, но в арктических тундрах сходные микрогруппировки характерны для голых пятен, нередко (в полигональных тундрах) занимающих бо́льшую часть поверхности.

5. Выше уже говорилось, что отнесение тундровых сообществ к кустарниковому, кустарничковому, моховому, лишайниковому или даже травяному типам растительности часто обосновывается формально, хотя бы незначительным перевесом соответствующей биоморфы по проективному покрытию. Между тем модально,наиболее типично для тундровых сообществ как раз сосуществование в них мелкодревесных растений, мхов и лишайников (при этом мхи и лишайники могут быть отнесены к единому крупному типу ценобиоморф).

6. Наконец, уже отмечалось, что ТТР имеет обширное ядро видов (от арктических и метаарктических до гипоарктических и арктобореальных) с максимумом ценотической роли в тундровой зоне и на гольцовых высокогорьях — в основном в тундровых ценозах.

Все эти обстоятельства позволяют трактовать тундровую растительность в качестве самостоятельного типа растительности — не только по ее ландшафтному, флорогенетическому и филоценогенетическому единству, но и по ценобиоморфному составу и важным структурным особенностям.

В заключение необходимо вкратце рассмотреть отношение ТТР в изложенной трактовке к другим ТР тундровой зоны и отчасти соседней — таежной.

От лесного или лучше бореально-лесного, а еще у́же — таежно-лесного типа растительности ТТР резко отличается отсутствием яруса деревьев и соответственно упрощением вертикальной, а часто и усложнением горизонтальной структуры. В то же время сходство и даже родство между гипоарктическими кустарниково- и кустарничково-лишайниково-моховыми тундрами и многими вариантами редкостойных северотаежных лесов и редколесий настолько велико, что это многократно приводило исследователей к выводу о производности тундр от северной тайги (в особенности лиственничной) — путем простой декумбации ярусов. Общим является и формирование органогенных торфянистых подушек.

Сходство со среднетаежными зональными лесами (в частности, темнохвойными, отчасти боровыми) значительно меньше, но оно также прослеживается в составе некоторых фоновых тундровых мхов и лишайников (например, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, виды *Dicranum*, виды *Cladina, Cetraria islandica*), плаунов, грушанок; боровой элемент — брусника, представленная в Арктике, как правило, мелколистной гипоарктической расой; больше сходства — с заболоченными таежными лесами, где формируются органогенные подушки, разнообразен набор верескоцветных кустарничков.

Однако вывод о прямой производности гипоарктической тундры от гипоарктической северной тайги мне представляется упрощенным — та и другая скорее сестринские образования плиоценового возраста. Истоками тех и других являются некоторые древние высокогорные формации, сложившиеся в верхней части пояса горной темнохвойной тайги на каменистых выщелачиваемых участках с разреженным или отсутствующим древостоем, также в местах накопления и запоздалого схода снега, наконец, высокогорные болотца. Вероятно, именно там издревле существовали кустарниково- и кустарничково-лишайниковые и моховые сообщества, отвечающие определению ТТР. В пользу этого говорит значительная систематическая обособленность, моно- и олиготипность многих родов тундровых — гипоарктических и (аркто-)гольцовых — кустарников и кустарничков (Юрцев, 1966, 1968).

Определенное сходство и даже известное родство прослеживается между гипоарктическими тундрами и бореальными и даже субтропическими верещатниками, а также бореальными верховыми болотами, однако их можно разграничить с тундрами по неодинаковому отношению господствующих форм к термоклиматической зональности—поясности, а следовательно, и по систематическому составу.

Вне тундровой зоны ТТР широко распространен в высокогорьях таежной зоны (реже — широколиственно-лесной и степной), в полосе лесотундры (как и в подгольцовом поясе гор), а также в подзоне северной тайги — по крайней мере в мерзлотной провинции Северо-Восточной Азии; здесь в межгорных котловинах Верхояно-Колымской горной страны, где мощность криолитозоны, как и в Арктике, достигает 0.5 км, на протяжении десятков километров — в глубине таежного пояса, на марях — можно наблюдать комбинации сообществ тундрового облика и состава (здесь же и тундровые болота с господством *Carex aquatilis* subsp. *stans* и *Eriophorum polystachion*).

Из числа характерных категорий сообществ тундровой зоны, традиционно не включаемых в ТТР, следует рассмотреть две: 1) так называемые «тундровые кустарники» (заросли гипоарктических кустарников); 2) травяно-кустарничково-моховые тундровые болота.

Тундровые кустарники как ерники, так и ивняки, и ольховники, в особенности варианты с кустарничково-моховым и лишайниково-моховым покровом, как правило, отвечают всем рассмотренным выше критериям ТТР и вполне могли бы рассматриваться в его составе как особый подтип (или подтипы) или класс (классы) формаций. Я уже говорил о способности тундровых кустарников плавно регулировать высоту, благодаря чему разделить тундровые ерники и ернички, например, очень трудно. Варианты ивняков и ольховников с мезоморфным травяным покровом и луговыми мхами вполне могли бы рассматриваться в экотонной категории луговинных кустарниковых тундр. Тундровые виды кустарников часто не имеют облигатных спутников (кроме некоторых паразитов: *Boschnjakia rossica* или полупаразитов: виды *Pedicularis*), и их поэтому считают слабыми эдификаторами; на деле же они «слишком сильные» эдификаторы, поэтому густые кустарниковые заросли часто мертвопокровны; в качестве специфических спутников их нередко выступают виды таежного мелкотравья — *Trientalis europaea, Moehringia lateriflora, Pyrola minor.*

Травяно-кустарничково-моховые тундровые болота по всем приведенным выше критериям вполне могли бы вписаться в тундровый тип растительности (различать их в таежной зоне на типовом уровне заставляет в первую очередь безлесие большинства болот). Если же с прагматических позиций удобней рассматривать и в тундровой зоне болота как особый тип или типы растительности, необходимо ввести дополнительный критерий — оговорить, что фоновые тундровые растения по отношению к режиму увлажнения охватывают спектр «экоморф» от мезоксерофитов до мезогигрофитов (с добавлением «крио»), а тундровые сообщества характеризуются сезонным, а не постоянным переувлажнением и сравнительно маломощным торфяным или торфянистым горизонтом. Впрочем, такие тундрово-болотные виды, как *Carex aquatilis* subsp. *stans* (*C. concolor*) и *Eriophorum polystachion* могут содоминировать и в настоящих тундровых сообществах (в зависимости от набора их спутников).

Не представляет большого труда отделить ТТР от семейства травяных типов растительности. Тундроведы иногда описывают травяные тундры — например, в случае высокого проективного покрытия таких видов, как кочкообразователи *Eriophorum vaginatum* или *Carex lugens*, или *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica.* Однако в этих сообществах, в отличие от высокогорных криогигромезофитных осочников Монголии, практически всегда хорошо представлены тундровые мхи и тундровые кустарнички и/или кустарники, а сами они — важные образователи тундровой дернины.

Среди мезоморфных травяных формаций тундровой зоны целесообразно, вслед за Александровой (1977) и другими авторами, отличать настоящие луга (например, сообщества с господством *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii* или *Bromus pumpellianus*) от тундровых луговин (с ярусом приземистых или простратных кустарничков, обычно уже во второй половине лета скрытым травостоем), образованных арктическими и арктоальпийскими видами трав и, как правило, связанных с настоящими тундрами многообразными сукцессионными отношениями. Имеются и экотонные образования — «тундролуга»; но мы обычно различаем луговинные тундры (относя их к тундрам) и тундровые луговины (вне ТТР).

Среди ксероморфных травяных формаций тундровой зоны имеются как степи (родственные мелкодерновинным центрально-монгольским), так и криоксерофитнотравяные формации (также наилучше развитые в высокогорьях Центральной Азии), в которых господствуют арктоальпийские криоксерофиты и криомезоксерофиты: сюда мы относим и Kobresieta myosuroides. И те, и другие образуют экотонные сообщества с тундрами (типа «тундростепи»), в которых тундровые компоненты чаще всего представлены видами *Dryas*, арктоальпийскими простратными видами ив, иногда — *Empetrum nigrum* s. l.

Обосновывая широкую трактовку тундрового типа растительности на основе выявления черт реального единства в составе, структуре и экологии относящихся к нему сообществ, нельзя закрывать глаза и на их значительное разнообразие — структурное, экологическое и флористическое. Его достаточно отразить на уровне подтипов растительности или классов формаций (классов ассоциаций в трактовке авторов, отказавшихся от выделения формаций). При этом я не сторонник формального выделения высших подразделений ТТР по хотя бы незначительному перевесу одной из жизненных форм (кустарникового, кустарничкового или, скажем, простратнокустарничкового, гемипростратнокустарничкового, лишайникового, мохового, травяного), так как для тундр модально как раз согосподство нескольких взаимно дополняющих жизненных форм.

Разбивка ТТР на эколого-флористические подразделения высокого порядка (ранга не ниже класса ассоциаций) может быть проведена с использованием табличной обработки описаний, согласно одной из модификаций метода Браун-Бланке (при условии исходного единства выборки описаний по структурным признакам, рассмотренным выше). Предварительная прикидка говорит о том, что эти единицы отразят различия сообществ по увлажнению и трофности экотопов и соответственно по соотношению эдафических элементов разного рода.

Подтипы ТТР целесообразно выделять при наличии существенных структурных различий, затрагивающих те или иные критерии, использованные для обоснования ТТР. По-видимому, целесообразно выделять центральный («типовой») подтип и серию экотонных подтипов, отчасти переходных к другим типам растительности.

В качестве центрального подтипа ТТР было бы резонно рассматривать кустарничково-лишайниково-моховые тундры, имея в виду и то, что тундровые мхи и лишайники как ценобиоморфы имеют много общих черт; само же соотношение мхов и лишайников, а также их соотношение с мелкодревесными растениями может существенно варьировать. Сюда же приходится причислить и кочкарные пушицевые и осоковые (*Eriophorum vaginatum, Carex lugens*) тундры с тундровой дерниной регулярно варьирующей мощности практически всегда с ярусом тундровых мхов и/или лишайников и с гипоарктическими кустарничками, обычно укореняющимися в кочках. Соотношение «арматуры» и лишайниково-мохового «цемента» в структуре тундровой дернины в данном центральном подтипе может существенно варьировать, но обычно хорошо выражены оба элемента.

Ядро другого подтипа образуют так называемые «сухие щебнистые дриадовые тундры» (как правило, пятнистые или куртинные), сменяющиеся при

дальнейшем нарастании суровости условий (бесснежие, холодные ветры, щебнистость) редкотравными группировками криопетрофитов, которые уже невозможно назвать тундрами; характерны крайнее истончение тундровой дернины (перегнойный слой под куртинами *Dryas*), под которой развит гумусово-минеральный горизонт A_1 (иногда дерновый), обилие криопетрофильных трав (включая многие стержнекорневые) с корневыми системами в минеральном слое.

Эти тундры с обилием криоксерофитов на более прогреваемых и иссушаемых экотопах в континентальных районах Чукотки сменяются тундростепями.

К той же категории сообществ тесно примыкают сухие щебнистые тундры с согосподством простратных кустарничков из других родов (чаще *Salix*), также пятнистые травяно-простратнокустарничковые лишайниково-моховые арктические (зональные) тундры, хионофитные сообщества с доминированием *Salix polaris* и др.

В особые подтипы целесообразно выделить мезоморфные травяно-кустарничковые луговинные тундры (экотон за пределами ТТР продолжен тундровыми луговинами и криофитными лугами) и, по-видимому, тундровые кустарники, о которых уже говорилось выше.

По набору основных структурных и флористических элементов к пятнистым и полигональным арктическим тундрам примыкают высокоарктические тундры, часто (Александрова, 1983) выделяемые в самостоятельный тип полярных пустынь (здесь они трактуются как подтип ТТР): в них уменьшается общее проективное покрытие растительности прежде всего за счет цветковых растений, обычно принимающих подушковидную форму роста и часто не смыкающихся даже в подземной сфере; как правило, выпадают кустарнички; в зрелых фазах нередко существенно повышена относительная роль в сложении группировок и сообществ корочек лишайников и водорослей, иногда и мхов, хотя на обдуваемых щебнистых участках нередко, напротив, развиты семиагрегации подушковидных трав с их спутниками из других жизненных форм — пространство же между «подушками» практически оголено.

К этим сообществам и группировкам во многом близки сообщества листоватых и кустистых лишайников и/или петрофильных мхов, представляющие разные стадии литосерии на вершинах и склонах гор — в полосе гипоарктических и арктических тундр и в гольцовых высокогорьях. Формирующиеся под коврами лишайников и мхов кислые органогенные подушки образуют сплошной «цемент» тундровой дернины, «арматура» же представлена разобщенными фрагментами — дерновинками цветковых растений. Возможно, их все же целесообразнее сближать с климаксовыми фазами, на которых формируется ярус тундровых кустарничков, создающий более или менее непрерывную «арматуру».

Здесь изложены лишь очень общие наметки к разработке системы высших подразделений ТТР, иллюстрирующие сам подход, при котором на верхних ступенях классификации решающее значение приобретают структурно-экологические критерии, на нижних — эколого-флористические (Юрцев, 1988б).

Попутно замечу, что предложенный Александровой (1979) подход к выделению классов ассоциаций по географически замещающим вариантам эдификаторной синузии сообществ с характерной экологией (например, замещающих рас карликовой березки в ерниковых тундрах) наводит на мысль, что в ее системе не хватает еще одной единицы, объединяющей все географически замещающие варианты экологически и структурно (а отчасти и флористически) близких сообществ (таких, например, как все ерниковые олиготрофные тундры). Ей можно было бы присвоить ранг формации (в духе решений Брюссельского конгресса), что особенно удобно для классификации полидоминантных тундровых сообществ. Для разработки системы высших единиц классификации сообществ можно использовать (на разных синтаксономических рангах) разные ранги системы экобиоморф или ценобиоморф.

В заключение хочется отметить, что в обоснованной здесь широкой трактовке тундровый тип растительности представляет достаточно естественный выдел по целому комплексу характеристик. Он вполне сопоставим с такой единицей, как таежный лес, объединяющий средне- и северотаежные, также южно-таежные леса и редколесья.

В последнее время В. И. Василевич (1989) предложил более широкую трактовку типа растительности «бореальные леса», включая не только таежные темнохвойные и светлохвойные, но и мелколиственные (в основном производные, с ослаблением типичных таежных компонентов нижних ярусов); пойменные лиственные леса (например, тополевые, чозениевые) и низинные заболоченные леса трактуются им как самостоятельные типы растительности, с чем при широком подходе к данной категории трудно согласиться. Если выделять единый бореальный тип растительности (а ведь часто говорят о всех лесах как об одном типе растительности!), таежные хвойные леса должны составлять его «ядро» — центральный подтип, вокруг которого группируется плеяда периферических, как правило, экотонных подтипов, таких как широколиственно-хвойные леса, подтаежные сибирские леса в смысле Сочавы, остепненные светлохвойные и мелколиственные леса, уремные леса и т. д.

Для перспективного планирования работ по изданию многотомной типологической сводки «Растительность СССР» необходимо в ближайшее время разработать единую (пусть рабочую, во многом основанную на конвенции) схему разбивки растительности СССР на обозримое число типов растительности по возможности достаточно крупных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения, XXIX. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Александрова В. Д.* Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1715—1730. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с. — *Андреев В. Н.* Растительный покров восточно-европейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1954. — *Арктическая* флора СССР. Вып. I—X. М.; Л.: Наука, 1960—1987. — *Василевич В. И.* Бореальные, низинные и пойменные леса и кустарники // Седьмое Всесоюз. совещ. по классиф. растительности: Тез. докл. Минск, 1989. С. 18—19. — *Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 165 с. — *Городков Б. Н.* Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с. — *Городков Б. Н.* Опыт классификации растительности Арктики // Сов. ботаника. 1946. № 1. С. 5—18. — *Грибова С. А.* Тундра // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 29—69. — *Гроссет Г. Э.* Кедровый стланик. М., 1959. 140 с. — *Дедов А. А.* Оленьи пастбища Тиманской тундры // Оленьи пастбища Северного края. Архангельск: Севкрайгосторг, 1931. С. 86—136. — *Катенин А. Е.* Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность Восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972. С. 118—259. — *Катенин А. Е.* Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских горячих источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981. С. 41—77. — *Корчагин А. А.* Об основных понятиях тундроведения // Сов. ботаника. 1933. № 2. С. 67—73. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. Т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. С. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 595—730. — *Лесков А. И.* А. Арктическая тундровая область. Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область. В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 14—17, 18—22, 23—24. — *Матвеева Н. В.* Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра) // Сообщества Крайнего Севера и человек. Л.: Наука, 1985. С. 56—79. — *Петровский В. В., Матвеева Н. В.* Обсуждение вопроса о зональных типах растительного покрова на научном семинаре Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института АН СССР // Бот. журн.

1968. Т. 53, № 5. С. 721—731. — *Рачковская Е. И.* Растительность Гобийских пустынь МНР (география и классификация): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1989а. 41 с. — *Рачковская Е. И.* Принципы классификации пустынной растительности // Седьмое Всесоюз. совещ. по классиф. растительности: Тез. докл. Минск, 1989б. С. 93—94. — *Самбук Ф. В.* О классификации растительности тундровой зоны // Сов. ботаника. 1937. № 2. С. 34—51. — *Сочава В. Б.* Некоторые основные понятия и термины тундроведения // Журн. Русск. ботан. об-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 125—133. — *Сочава В. Б.* Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 167—173. — *Сочава В. Б., Городков Б. Н.* Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 61—139. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. ин-та (Геоморфологический ин-т). Сер. физ.-геогр. 1932. Вып. 4. 376 с. — *Чернов Ю. И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166—200. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Южные тундры в системе зонального деления // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 192—204. — *Шенников А. П.* Принципы ботанической классификации лугов // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 35—49. — *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения, XIX. М.; Л.: Наука, 1966. 93 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 158 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы изучения адаптаций растений к условиям Полярной безлесной области // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллинн, 1984. С. 207—212. — *Юрцев Б. А.* Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 9—23. — *Юрцев Б. А.* Флористический и фитоценотический подходы к растительному покрову: соотношение, проблемы синтеза // Журн. общ. биологии. 1988а. Т. 49, № 4. С. 437—450. — *Юрцев Б. А.* Основные направления современной науки о растительном покрове // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 10. С. 1380—1396. — *Юрцев Б. А.* Проблемы выделения тундрового типа растительности // Актуальные вопросы ботаники в СССР. VIII Делегат. съезд ВБО: Тез. докл. Алма-Ата: Наука, 1988в. С. 270.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 8 II 1990.

SUMMARY

There have been summarized general positive features of various tundra plant communities, which permits to recognize the tundra type of vegetation as a major syntaxon. These are as follows: 1) the representatives of the biomorphs, characteristic of tundra, usually predominating in tundra vegetation, such as dwarf shrubs, low shrubs, mosses, lichens, as well as tussock- or cushion-forming herbs, due to their dwarf height, are covered in wintertime with snow, whereas in summer they are situated in warmer, above-ground layers of air; the tundra low shrubs are able to regulate their height gradually, down to the transformation into dwarf shrubs under the most severe conditions; 2) characteristic of the above biomorphs is an economic turnover of resources along with the longevity of vegetative organs; 3) the modal of tundra is the coexistence of low arboreal plants, mosses, and lichens in different proportions; 4) the presence of 'tundra turf' (tundra 'dernina') in the form of an acid peat layer penetrated by rhizomes and roots of vascular plants; 5) the facultative, but characteristic feature of tundra is the presence of numerous perforation in the tundra turf in a form of regular spots (or even a net) of an open frost-boiling substrate; 6) the existence of an extensive core of species with the maximal coenotical importance in the tundra vegetation. The comparison of tundra with other types of vegetation is given.

УДК 581.555 : 581.526.533(571.65)

С. С. Холод

ФИТОКАТЕНЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР)

S. S. HOLOD. PHYTOCATENA IN THE VEGETATION COVER OF MOUNTAIN TERRITORIES (WITH THE SPECIAL REFERENCE TO THE TUNDRA ZONE OF THE NORTH-EAST OF THE USSR)

На примере окраинной части Чукотского нагорья показаны основные особенности дифференциации растительного покрова сложных склонов. Использована концепция латеральных геопотоков и изопотенциальной структуры для обоснования единства фитокатены. Рассмотрены место и экологические позиции комплексов растительного покрова в составе фитокатены. Предложена концепция исторического процесса освоения склонов растительностью в условиях пенепленизации горной страны.

Фитокатена — понятие геоботаники, подразумевающее неповторяющуюся последовательность растительных сообществ в пространстве в условиях нарастания напряженности экологического фактора (градиента среды). В геоботанической литературе явления подобного типа под названием экологических рядов ассоциаций или микропоясных экологических рядов описаны в работах В. В. Алехина (1923—1924), Н. П. Гуричевой (1965, 1972), Т. И. Исаченко (1967). Термин «фитокатена» впервые использован Гуричевой (Гуричева, Дмитриев, 1983) и более подробно рассматривается в работе А. Е. Катенина (1988).

Мы полагаем, вслед за Катениным (1988), что неоднородность растительного покрова в фитокатенах является следствием направленного изменения нескольких взаимосвязанных факторов среды. В то же время мы не считаем, что «места максимального проявления всех факторов совпадают» (Катенин, 1988 : 193). Исследования растительного покрова тундровой зоны Северо-Востока СССР привели нас к убеждению, что пространства проявления различных экологических факторов перекрывают друг друга неполностью: уменьшение значения какого-либо фактора в конечных частях одного звена фитокатены сопровождается нарастанием в этих же частях значения другого фактора, который становится ведущим на других гипсометрических уровнях. Возникает экологическая непрерывность, следствием которой является несовпадение в пространстве границ выявления различных блоков геосистемы (явление, получившее в учении о ландшафте название нуклеарности; Ретеюм, 1975).

Такая трактовка действия экологических факторов в пространстве склона позволяет рассматривать растительность склона как единую фитокатену, «растянутую» до размеров, отвечающих географическому пространству, в которое «укладывается» вся совокупность экологических факторов, пространства проявления которых частично перекрывают друг друга. Подобный подход представляется возможным, если рассматривать весь склон от вершины до подножья в качестве целостного образования, «позиции» которого описываются в концепции стоково-геохимических серий ландшафтов (Глазовская, 1964). Такими «позициями», или элементарными ландшафтами, в пределах склона

являются: элювиальный (Эль),[1] трансэлювиальный, или транзитный (верхний, средний и нижний: Т-1, Т-2, Т-3), трансаккумулятивный, или аккумулятивный (Ак) (Глазовская, 1964). Последовательность элементарных ландшафтов на таком склоне рассматривается нами как система, целостность которой обусловлена процессами стока и перемещения твердого вещества сверху вниз (латеральные геопотоки; Коломыц, 1987). Существенное значение в связи с этим получает понятие вектора ландшафтообразующих процессов, или синэргической координаты, направленной сверху вниз по склону и определяющей пространственную организацию (структурную упорядоченность) ландшафтной катены (Коломыц, 1987). В рассматриваемом нами районе проявление действия латеральных геопотоков осложняется специфическими для тундровой зоны явлениями — наличием мерзлоты и неравномерным стаиванием снега. Многолетняя мерзлота способствует интенсивной переработке криогенными процессами нижних частей склонов, концентрации стока по нешироким ложбинам и формированию делевого микрорельефа. Поздний сход снега является фактором дополнительного увлажнения и активизации процессов стока в различных частях ландшафтной катены в конце зимы—начале лета.

Увеличение объема каждой фитокатены до размера соответствующей ландшафтной катены является методическим приемом, позволяющим в процессе анализа растительности выявлять особенности пространственного сопряжения растительных сообществ и далее, опираясь на анализ морфологического сложения растительного покрова склона, интерпретировать возможные пути сопряженного становления и функционирования растительности в составе ландшафтной катены. В известной мере объем рассматриваемых нами фитокатен соответствует объему макрокомбинаций (Грибова, Исаченко, 1972). Элементами таких макрокомбинаций являются микрокомбинации и мезокомбинации (микропоясные экологические ряды на террасах, экологические ряды с участием комплексов растительного покрова и т. д.).

Вышесказанное основывается на материалах, полученных при изучении растительного покрова окраинной части Чукотского нагорья (бассейн р. Палявaам), сложенной куполообразными вулканическими массивами мезозойского возраста (липариты, туфы, дациты), часто имеющими плоские или слабопокатые вершины. Интенсивное разрушение этих массивов приводит к формированию на элювиальных и транзитных позициях мелкокаменистого, а чаще — рыхлого щебнистого субстрата, который при увеличении крутизны склона превращается в подвижную осыпь. На фоне относительно спокойного (для данной окраинной части горной системы) кайнозойского орогенеза получает широкое развитие процесс пенепленизации горной страны, что приводит к формированию в рельефе пологих склонов.

Характерной особенностью этих склонов является их разделение на 2 части: верхнюю, более крутую, с осыпным материалом (Т-1) и нижнюю, пологую (подгорные шлейфы: Т-2 и Т-3), сложенную рыхлыми четвертичными отложениями, снесенными с плоских вершин. Область контакта между верхней и нижней частями склона представляет особое геоморфологическое образование («юмм», по Высоцкому, 1962). Юмм характеризуется более поздними сроками схода снега по сравнению с окружающей тундрой.

Юмм определяет резко выраженную типологическую границу между растительным покровом плоских вершин и склонов, с одной стороны, и шлейфов и участков пологих равнин — с другой: травяно-кустарничково-лишайниковыми тундрами с преобладанием в их составе арктоальпийских элементов (Эль и Т-1) и травяно-кустарничково-моховыми тундрами с преобладанием гипоарктических элементов (Т-2, Т-3, Ак). Растительность самого юмма резко отличается как от растительности вышележащих склонов, так и от растительности

[1] Сокращенные названия элементарных ландшафтов приняты по работе: Мордкович и др., 1985.

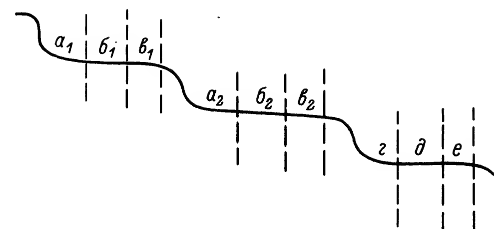


Рис. 1. Распределение сообществ на фитокатене террасированного склона.

Сообщества: a_1 — Stereocaulon sp.+Alectoria ochroleuca тылового шва террасы, $б_1$ — Cladina arbuscula+C. rangiferina+Cetraria islandica средней части террасы, $в_1$ — Cassiope tetragona+Ledum decumbens+Alectoria ochroleuca передовой части террасы, a_2 — Stereocaulon sp.+Alectoria ochroleuca+Ledum decumbens тылового шва террасы, $б_2$ — Cladina arbuscula+C. rangiferina+Cetraria islandica+Carex lugens средней части террасы, $в_2$ — Carex lugens+Cassiope tetragona+Ledum decumbens передовой части террасы, *г* — Racomitrium lanuginosum+Betula nana+Cassiope tetragona+Ledum decumbens тылового шва террасы, *д* — Dicranum elongatum+Betula exilis+Carex lugens средней части террасы, *е* — Vaccinium vitis-idaea subsp. minus+Vaccinium uliginosum subsp. microphyllum+Cetraria nivalis передовой части террасы. *Сплошной линией* показан профиль склона, *пунктирной* — условные границы между сообществами фитокатены.

нижележащих шлейфов: это или кустарничково-мохово-лишайниковые тундры с участием в их составе элементов нивального флороценотического комплекса, или заросли кустарников.

Экологические условия этого геоморфологического образования повторяются и на вышележащих гипсометрических уровнях: у тыловых швов нагорных террас. Но на этих уровнях растительность подобных местообитаний не является границей, разделяющей растительный покров на генетически крупные подразделения. В соответствии с этим будем в дальнейшем рассматривать растительность юмма как растительность зоны раздела (ЗР) первого порядка, а растительность гипсометрически вышерасположенных тыловых швов нагорных террас — как растительность зон раздела второго порядка.

Рассмотрим основные особенности фитокатен исследованного района на примере фитокатен склонов северной экспозиции.

Для больших фитокатен сложных склонов в рассматриваемом районе чаще характерна прерывистая последовательность звеньев. В пределах позиции Т-1 чаще всего встречается прерывистая последовательность, связанная со ступенчатым сложением склона.

Типологически близкие сообщества приурочены к сходным энтопиям (в данном случае — морфологическим частям нагорных террас). Однако в пределах серии сходных энтопиев происходит и некоторое видоизменение состава сообществ. На рис. 1 отличаются по флористическому составу варианты a_1 и a_2, $б_1$ и $б_2$. Катенарная дифференциация (Джеррард, 1984) при этом проявляется на каждой террасе: это микропоясные экологические ряды a_1—$б_1$—$в_1$, a_2—$б_2$—$в_2$. Если количество сходных энтопиев на склоне довольно велико (в пределах серии из 5—7 террас) и при этом склон развит в высоту (до 250 м), то флористический состав элемента, приуроченного к сходному энтопию, изменяется так, что меняет свою типологическую принадлежность на уровне ассоциаций (на рис. 1 принадлежат к различным ассоциациям сообщества сходных энтопиев: *а* и *г*, *б* и *д*, *в* и *е*). При этом типологически постепенно меняется вся последовательность сообществ на террасе. Экологический ряд сообществ *а*—*б*—*в* сменяется рядом *г*—*д*—*е*. Полная смена звеньев ряда происходит в определенном высотном интервале. Влияние латеральных потоков на структуру растительного покрова проявляется в данном случае через перераспределение стока талых вод на террасах. Но действие этого фактора разное на различных высотах: в одном случае оно приводит к формированию ряда *а*—*б*—*в*, а в другом — ряда *г*—*д*—*е*. Отсюда следует, что катенарная дифференциация растительного покрова склонов проявляется двояко: 1) как формирование конкретной последовательности сообществ на террасе (a_1—$б_1$—$в_1$) и 2) как постепенное изменение состава сообществ сходных энтопиев (a_1—a_2—*г*). Причины, приводящие в этих случаях к катенарной дифференциации, различные. В первом случае — это устойчивое во времени перемещение вещества (латеральные потоки), во втором — устойчивое сохранение геофизических характеристик в пространстве (распределение

среднегодовых температур по высотам). Такое разделение соответствует в учении о ландшафте делению рассматриваемых структур на векторные и изопотенциальные (Солнцев, 1976).

Конечные звенья фитокатен террас являются областью проявления и другого фактора — подвижности щебнистого субстрата под влиянием силы тяжести. Максимального своего проявления этот фактор достигает на участках ниже бровок террас (склонах крутизной 25—35°). На этих участках достигает максимума и фактор обдуваемости террас. В этих условиях происходит переход от травяно-кустарничковой тундры к куртинным дриадовым тундрам, и далее — в условиях наибольшей подвижности субстрата — к разреженным травянистым группировкам. Такие постепенные изменения состава растительного покрова, происходящие на отдельных частях склона, можно рассматривать как проявление неоднородности растительного покрова на топологическом уровне (Сочава, 1972).

Переход в растительном покрове от разреженных группировок к нижележащим на склоне кустарничково-моховым или лишайниковым сообществам нивального характера происходит уже под влиянием фактора изопотенциальной структуры — степени нивальности и ее различного проявления в растительном покрове на различных гипсометрических уровнях. Этот фактор позволяет объединить различные части фитокатены, представленные растительным покровом террас, в которых дифференциация растительного покрова осуществляется под влиянием перемещения вещества по склону. В целом же такую смену растительного покрова мы рассматриваем как проявление катенарной дифференциации более высокого иерархического ранга, соответствующей региональному или даже глобальному (высотная поясность) уровню неоднородности (Сочава, 1972).

На фоне общей закономерности — постепенного изменения состава растительности вдоль синэргической координаты склона — встречаются случаи «возвращения» в составе растительности к звеньям, уже «пройденным» на координате (лежащим гипсометрически выше). Такое явление мы называем экологической паузой фитокатены. Связано это явление с нарушением общего характера изменения экологической обстановки сверху вниз по склону, в частности, с резким возрастанием или уменьшением значения какого-либо экологического фактора в части фитокатены. Это, в свою очередь, определяется геоморфологическими причинами: появлением довольно протяженных террас на склоне, в пределах которых ослабевает интенсивность латеральных геопотоков, или, наоборот, наличием крутых высоких уступов, где интенсивность потоков резко возрастает и при этом возрастает и значение фактора нивальности.

Усиление значения фактора характерно для зоны раздела (ЗР) первого порядка: при переходе от верхней части склона к шлейфу при увеличении крутизны склона резко возрастает степень нивальности и при этом создаются экологические условия, близкие к таковым небольших террасовидных уступов (ЗР второго порядка) верхней части склона (позиции Т-1 или Эль). Такая своеобразная гомология создается вследствие того, что большая мощность снежного покрова на более низких гипсометрических уровнях, характеризующихся в целом большим притоком солнечной радиации и средними по силе ветрами, действует на энтопий так же, как и менее мощный снежный покров более высоких гипсометрических уровней в условиях меньшего притока солнечной радиации и более сильных ветров. В результате формируется звено фитокатены, типологически сходное со звеньями верхней части фитокатены.

На довольно протяженных площадках-террасах формируется комплекс растительного покрова, в пространстве которого параметры экологических факторов, характеризующих сходные элементы микрорельефа, практически не меняются. В то же время в пределах каждой ячейки комплекса (или модуля однотипности) сохраняются отношения экологического ряда (Катенин, 1988). При этом два соседних элемента (модуль комплекса) представляют собой

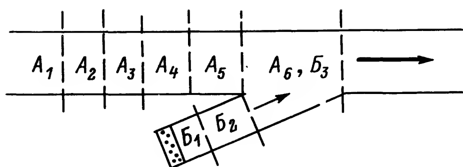


Рис. 2. Положение сообществ на основной координате склона и на боковых катенах.

Сообщества основной координаты склона: A_1 — Cladina stellaris+C. arbuscula+Cassiope tetragona, A_2 — Ptilidium ciliare+Cassiope tetragona+Salix polaris, A_3 — Salix lanata subsp. richardsonii+Hylocomium splendens var. alaskanum, A_4 — Salix lanata subsp. richardsonii+S. glauca+Tomenthypnum nitens+Pyrola incarnata, A_5 — Salix pulchra+S. lanata subsp. richardsonii+Tomenthypnum nitens+Hylocomium splendens var. alaskanum+Carex lugens, A_6 — Tomenthypnum nitens+Carex stans+Salix pulchra; сообщества боковой фитокатены: $Б_1$ — Ledum decumbens+Salix tschuktschorum+Cassiope tetragona+Cetraria islandica, $Б_2$ — Ptilidium ciliare+Aulacomnium turgidum+Carex lugens+Salix pulchra+S. lanata subsp. richardsonii, $Б_3$ — аналог A_6. *Сплошной линией* показаны условные границы фитокатены на местности, *пунктирной* — условные границы между сообществами фитокатены, *жирной стрелкой* показано направление синэргической координаты основной фитокатены, *тонкой* — направление синэргической координаты боковой фитокатены, *точками* — положение нивального уступа.

экологический ряд, «предвосхищающий» катенарную дифференциацию на более высоком иерархическом уровне — между выделами растительного покрова, ареалы которых располагаются непосредственно выше и ниже пространства комплекса. Комплекс в таких условиях можно рассматривать как звено фитокатены, в котором на первый план выступает явление однотипной неоднородности, а отношения катенарной дифференциации являются подчиненными.

В ЗР фитокатен формируются особые условия, приводящие к формированию сообществ, играющих роль узловых точек на фитокатене. В зоологии (Стебаев, 1976) в качестве близких по значению можно рассматривать зоны сгущения жизни, характеризующиеся повышенной активностью жизни и регулирующим эффектом в отношении остального пространства зоокатены.

ЗР фитокатен проявляют себя как накопители информации о растительном покрове гипсометрически (как правило) вышерасположенных участков. В фитокатенах северной экспозиции склон выше ЗР первого порядка представлен большим количеством ниш-уступов, благоприятных для формирования нивальных сообществ. Сообщество ЗР первого порядка собирает и фокусирует в себе все черты, принадлежащие каждому из сообществ подобных местообитаний вышерасположенного склона (ЗР второго порядка). В целом сообщество ЗР первого порядка по отношению к таким сообществам характеризуется значительным повышением значения покрытия растительности в целом, и цветковых в частности, увеличением разнообразия цветковых, развитой внутриценотической неоднородностью (см. таблицу).

К числу закономерностей катенарной дифференциации можно отнести и формирование комплексов растительного покрова в конечных звеньях фитокатены (Т-З, Ак). Комплексы здесь отражают дифференциацию микрорельефа на плоские гряды и слабо выраженные ложбины; однотипность в таких комплексах проявляется в одном направлении (анизоморфные тесселляты; Катенин, 1988). Рисунок этих нижних частей фитокатены определяется в целом ослаблением энергии стоковых процессов (кроме кратковременного периода снеготаяния). Здесь формируются небольшие ложбины, сток которых направлен не вдоль синэргической координаты, а под углом к ней. Соответственно таким ландшафтным условиям формируются и короткие боковые фитокатены (со своей, вторичной, синэргической координатой и со своими, вторичными, позициями Эль и Ак), завершающиеся на основной координате. На рис. 2 показано распределение сообществ на позиции Т-З одного из изученных склонов.

Для каждой такой боковой фитокатены завершающим звеном является соответствующее звено основной фитокатены в точке их «слияния». Диапазон фитоценотических изменений на боковой фитокатене лимитируется экологической спецификой сообщества, располагающегося на основной синэргической координате склона и являющегося конечным звеном боковой фитокатены. В целом же такой диапазон задан экологической спецификой позиций Эль и Ак боковой фитокатены и весь спектр фитоценотических изменений «должен»

Соотношение покрытия и количества видов в нивальных экотопах (тыловые швы террас) разных гипсометрических уровней на катене

Вид	Экотоп, абс. высота над ур. м.			
	ОКЗ, 360 м	шов террасы, 400 м	шов террасы, 450 м	шов террасы, 500 м
Цветковые				
Cassiope tetragona	15	8	10	10
Salix tschuktschorum	10	5	1	—
Betula exilis	8	7	—	—
Ledum decumbens	7	6	2	—
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	5	2	—	—
Dryas punctata	4	2	5	2
Diapensia obovata	3	2	4	—
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	3	2	2	—
Novosieversia glacialis	3	—	3	1
Polygonum tripterocarpum	2	—	—	—
Claytonia acutifolia	2	—	—	—
Saussurea tilesii	2	+	—	—
Nardosmia glacialis	2	—	—	—
Polygonum ellipticum	1	—	—	—
Pedicularis capitata	1	+	—	—
Carex lugens	1	+	+	—
Empetrum subholarcticum	1	2	1	—
Poa malacantha	1	—	—	—
Valeriana capitata	1	—	—	—
Saxifraga nelsoniana	1	—	—	—
Parrya nudicaulis	+	+	—	—
Salix phlebophylla	+	2	—	—
Carex podocarpa	+	—	—	—
Anemone sibirica	+	—	—	—
Arctagrostis latifolia	+	—	—	—
Arctous alpina	—	2	—	—
Luzula confusa	—	+	—	—
Saxifraga funstonii	—	2	1	1
Poa arctica	—	—	+	—
Мхи				
Dicranum elongatum	15	2	2	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	10	3	—	—
Ptilidium ciliare	7	—	—	—
Tomenthypnum nitens	5	—	—	—
Rhytidium rugosum	5	2	—	—
Aulacomnium turgidum	5	2	—	—
Racomitrium lanuginosum	3	1	—	—
R. microcarpon	2	—	3	—
Polytrichum sp.	1	1	3	—
Ditrichum flexicaule	1	—	—	—
Лишайники				
Cetraria islandica	20	1	5	—
Mazonhalea richardsonii	10	+	—	—
Azahinea chrysantha	3	2	—	5
Dactilina arctica	3	1	1	—
Cetraria cucullata	2	—	4	—
Cladina arbuscula	1	2	8	—
Thamnolia vermicularis	1	—	3	—
Cladina rangiferina	1	2	3	—

Вид	Экотоп, абс. высота над ур. м.			
	ОКЗ, 360 м	шов террасы, 400 м	шов террасы, 450 м	шов террасы, 500 м
Cetraria nivalis	1	3	5	5
Sphaerophorus globosus	1	+	—	1
Alectoria ochroleuca	—	3	10	35
Cladina stellaris	—	3	15	5
Stereocaulon paschale	—	+	2	3
Общее покрытие, %	100	65	75	65
Общее количество видов:	45	34	24	10
в т. ч. цветковых	25	17	11	4
мхов	10	6	3	—
лишайников	10	11	10	6

Примечание. Цифры — покрытия вида, %.

уложиться в этот заданный экологический спектр. На приведенном рисунке ряд основной координаты склона формируется под влиянием факторов нивальности (A_1—A_2—A_3), увлажненности (A_4—A_5—A_6). Эти два коротких ряда интегрируются по фактору проточности субстрата (A_3—A_4—A_5). В ряду боковой фитокатены $Б_1$—$Б_2$—$Б_3$ происходит как бы сокращенное воспроизведение этой экологической и фитоценотической последовательности. При этом выпадает ряд промежуточных звеньев. Если весь такой спектр «задан» на довольно большом участке, то происходит «растяжение» всех разностей в пространстве и размывание границ, если участок для проявления катенарной дифференциации небольшой (25—40 м), то происходит «сжимание» разностей в пространстве и появление отчетливых границ. В рассматриваемом на рис. 2 случае происходит «сжимание» разностей в пространстве (протяженность каждого сообщества вдоль синэргической координаты — 5—7 м), границы между сообществами ($Б_1$—$Б_2$ и $Б_2$—$Б_3$) — резкие.

Внутренняя целостность таких образований, как рассмотренные выше фитокатены, определяется не только физико-географической обстановкой на настоящий момент времени. По всей видимости, возможности рассмотрения фитокатены как единого целого нужно искать также и в процессах исторического освоения растительностью больших склонов, потенциальных возможностях их освоения в настоящее время, представлениях о направлении (знаке) современных ландшафтообразующих процессов.

При принятии исходной посылки — пенепленизации горной страны в геологическом времени — эволюцию ландшафтной катены можно рассматривать как длительный процесс выполаживания склона и в конечном счете как уменьшение разнообразия экотопов в целом по катене. Происходит постепенное увеличение площади, занимаемой позициями Ак, Т-3, Т-2. В условиях прогрессирующего уменьшения экотопологической контрастности происходит сглаживание резких границ между выделами растительного покрова и уменьшается степень его дискретности (Ипатов, Кирикова, 1985). Такой процесс на фитокатене можно назвать континуализацией.[2] Этот исторический процесс проявляется по-разному в различных частях фитокатены. В верхних ее частях по мере разрушения и отступания осыпного склона и перехода его в шлейф (Т-1→Т-2) формируется связный растительный покров. В нижних частях фитокатены (позиции Т-2, Т-3) в результате выравнивания профиля склона происходит уменьшение

[2] Мы принимаем точку зрения В. С. Ипатова и Л. А. Кириковой (1985), согласно которой континуум растительности не является характеристикой, альтернативной дискретности, а свойство континуальности всегда присуще растительному покрову.

типологического разнообразия и степени контрастности, «растяжение» в пространстве звеньев фитокатены и увеличение расстояния между центральными частями сообществ (позволяющими относить их к той или иной типологической категории).

Исторически вектор такой континуализации растительности направлен снизу вверх: от позиции Ак к позиции Эль. На аккумулятивных позициях нижней части фитокатены в условиях постепенного замедления стока и миграции твердых веществ происходит медленное (вековое) переотложение суглинистых и глинистых частиц и формируются участки субстрата с плавными градиентами среды. В результате такого процесса на этих участках фитокатены создаются условия, благоприятные для распространения на соседние участки растительных сообществ, формирующихся в самых конечных звеньях фитокатены. Наиболее благоприятным направлением для такого распространения оказывается направление снизу вверх по склону, где постепенно «подготавливаются» условия среды, близкие к нижерасположенным. Такую потенциальную возможность распространения сообществ вверх по склону можно рассматривать как проявление давления или растекания жизни (живого вещества) (Вернадский, 1978), которое в данном случае реализуется в направлении, подготавливаемом абиотической средой. Вектор или направление такого растекания мы рассматриваем как биотическую составляющую ландшафтной катены. Таким образом, направление биотической составляющей в пространстве катены противоположно направлению синэргической координаты, которую можно рассматривать как абиотическую составляющую.[3] Такая биотическая составляющая потенциально определяет возможности освоения пространства всей катены снизу вверх разностями растительного покрова, формирующимися в современную эпоху в нижней части фитокатены (в рассматриваемом случае — кустарничково-травяно-моховыми тундрами позиции Ак—Т-3). Но пути реализации этого давления корректируются в каждом конкретном случае заданностью параметров абиотической среды: крутизной, высотой склонов. Изначально «заданной» является и последовательная в целом смена звеньев фитокатены сверху вниз по склону, подчиняющаяся смене элементарных ландшафтов в направлении синэргической координаты. Кроме того, в освоении пространства катены существенную роль играет и фактор изопотенциальной структуры (высотная поясность), жесткое давление которой сказывается в переходе в каждом высотнопоясном отрезке к определенному набору видов и жизненных форм, осваивающих данный высотный диапазон в соответствии со своими адаптационными возможностями.

Потенциальная возможность освоения всего пространства ландшафтной катены растительностью в направлении снизу вверх «тормозится» в ЗР первого порядка, являющейся зоной резкой смены типологического состава растительности. В то же время ландшафтные позиции этой ЗР можно рассматривать как фронт наступления растительности нижележащих шлейфов: растительность с течением времени занимает горизонтальную площадку, образующуюся в результате «отодвигания» стенки ложа снежника (Боч, 1946). Континуализация покрова осуществляется на каждой, расположенной гипсометрически выше юмма, террасе. При этом форпостом продвигающейся по террасе растительности являются нивальные сообщества ЗР второго порядка.

Фитокатены как структурные типы растительного покрова, характеризующиеся последовательной сменой в пространстве разностей растительного покрова, с позиции концепции самоорганизации в природе (Арманд, 1988) можно рассматривать как пример дополнительных систем. Подобные системы характеризуются соединением в целое несходных частей, выполняющих разные

---

[3] Сравни вывод И. В. Стебаева (Стебаев, 1976) о соотношении абиотической (x) и биотической (y) составляющих на катене.

функции; жесткой связью элементов; невозможностью замены одного элемента другим; отрицательной обратной связью как основным механизмом саморегулирования, ответственным за гомеостазис и устойчивость всей системы (Арманд, 1988). Отрицательная обратная связь на фитокатене проявляется как стабилизация растительностью геоморфологической основы катены и как регулирование интенсивности латеральных геопотоков. Связный растительный покров позиций Ак, Т-3, Т-2 резко уменьшает интенсивность потоков вещества, а продвижение связного растительного покрова вверх по катене (вслед за отступающей стенкой ложа снежника на юмме) «закрепляет» в ландшафте постоянно формирующиеся позиции верхнего шлейфа (Т-2), которые по мере развития склона становятся позициями средней и нижней части шлейфа (Т-3). По мере формирования профиля равновесия всего склона отрицательная обратная связь проявляется как своеобразный «ответ» растительности на уменьшение экотопологического разнообразия нижней части катены: последнее ведет к уменьшению набора видов (экологических групп видов), что особенно характерно для экстремальных условий субарктической тундры. Такое ограничение является существенным механизмом регулирования протяженности в пространстве того или иного звена фитокатены (боковые катены).

Эффект саморегулирования связан и с упоминавшимся в начале статьи явлением нуклеарности или несоответствия границ растительности и абиотической среды. На таких участках несоответствия границ растительность как наиболее мобильный, подвижный блок геосистемы выполняет роль инициатора перестройки геоморфологической основы катены в направлении, соответствующем общей эволюции ландшафта склона (ослабление интенсивности латеральных потоков во времени).

Несоответствие границ можно толковать и как определенный статус растительного покрова, а именно как возможность «выбора» определенной программы поведения на участках несоответствия границ растительности и абиотической среды. Растительный покров в отведенном ему экологическом диапазоне выбирает оптимальные формы существования, проявляющиеся в характере его структурированности (морфологические типы структур растительного покрова: фитокатены, тесселляты) и внутренней иерархии (комплексы внутри катен, катены внутри катен).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1923—1924. Т. 32, вып. 1—2. С. 99—112. — *Арманд А. Д.* Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 264 с. — *Боч С. Г.* Снежники и снежная эрозия в северных частях Урала // Изв. ВГО. 1946. Т. 78, вып. 2. С. 207—222. — *Вернадский В. И.* Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с. — *Высоцкий Г. Н.* Биологические, почвенные и фенологические наблюдения и исследования в Велико-Анадоле // Изб. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 1. С. 159—497. — *Глазовская М. А.* Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972. С. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин // Экология и биология растений целинных районов Казахстана. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геоботаника). 1965. Вып. 17. С. 200—218. — *Гуричева Н. П.* Растительность мелкосопочных луговин юго-западной части Центрального Казахстана. (Опыт использования метода микропоясных экологических рядов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 27 с. — *Гуричева Н. П., Дмитриев П. П.* Взаимоотношения между растительным покровом и животными. Основные формы динамики и структуры горных степей, обусловленные жизнедеятельностью млекопитающих-землероев // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 172—180. — *Джеррард А. Д.* Почвы и формы рельефа. Л.: Недра, 1984. 208 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 885—895. —

Исаченко Т. И. О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах (на примере р. Шарасун и оз. Большой Чандант Читинской области Юго-Восточного Забайкалья) // Геоботаническое картографирование 1967. Л.: Наука, 1967. С. 42—57. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 186—197. — *Коломыц Э. Г.* Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 120 с. — *Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А.* Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 120 с. — *Ретеюм А. Ю.* Физико-географическое районирование и выделение геосистем // Вопросы географии. 1975. Вып. 98. С. 5—27. — *Солнцев В. Н.* Пространственная и временная структура геосистем // Международная география—76. М.: Оргкомитет XXIII Междунар. геогр. конгресса, 1976. Т. 5. Общая физическая география. С. 25—29. — *Сочава В. Б.* Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л.: Наука, 1972. С. 3—18. — *Стебаев И. В.* Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 2. С. 191—204.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1990.

SUMMARY

The main features of differentiation of vegetation cover on complex slopes have been demonstrated with special reference to the tundra vegetation of the remote part of the Chukotka upland. The concept of draining-geochemical series of landscape has been used for the substantiation of phytocatena unity. The place and ecological position of complexes and homogeneous areas of vegetation cover in phytocatena composition have been discussed. The concept of historical process of vegetation settling on the slopes under conditions of mountain region peneplainization has been proposed.

УДК 581.55(571.651)

Е. Ю. Слинченкова

АНАЛИЗ СОСТАВА КРИОФИТНО-СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ АМГУЭМЫ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ) В СВЯЗИ С ИХ КЛАССИФИКАЦИЕЙ

E. YU. SLINCHENKOVA. THE ANALYSIS OF THE COMPOSITION OF CRYOPHYTE STEPPE COMMUNITIES IN THE MIDDLE COURSE OF THE AMGUEMA RIVER (THE CHUKOTKA PENINSULA) IN CONNECTION WITH THEIR CLASSIFICATION

Реликтовые степные сообщества (СС) среднего течения р. Амгуэмы как парциальные флоры анализируются по соотношению термоклиматипов, флороценотических комплексов (ФЦК), долготных элементов, типов ценобиоморф. Выявлено: 1) значительное участие в покрове СС микротермов (в том числе видов степной экологии); 2) господство видов криофитно-степного ФЦК; 3) преобладание видов с собственно евразиатским и амфиберингийским типами ареала; 4) несомкнутость покрова, незначительное участие в нем споровых, преобладание подземно-связно-диффузного (в основном корневищно-кустовые осочки) и мелко-плотнокуртинкового (в основном дерновинные злаки и короткокорневищные двудольные) типов ценобиоморф. Результат каждого вида анализа сопоставлялся с предварительно выделенными по сочетанию доминантов безранговыми группами СС — доминантными синтаксонами. С учетом результатов анализа и на основе доминантного подхода осуществлена классификация СС. Установлено 9 ассоциаций. Ассоциации выделены по сочетанию доминантов, группы ассоциаций — по преобладающему термоклиматипу, формации — по сочетанию преобладающих ценобиоморф.

В нашей предыдущей публикации (Слинченкова, 1984) были рассмотрены местообитания реликтовой криофитно-степной растительности в межгорной котловине среднего течения р. Амгуэмы, приведен сводный список 22 описаний сообществ, выделено ядро характерных и константных видов и проведено количественное сравнение сообществ по видовому составу (с учетом и без учета проективного покрытия). В результате сравнения описания были объединены в 15 групп разного порядка (доминантные синтаксоны), низшие из которых различаются комбинацией доминантов.

Настоящая публикация посвящена сравнению тех же СС по типологическим характеристикам слагающих их видов с целью выяснить относительную ценность этих характеристик для классификации сообществ.

Описания (оп.) 11 и 18 в классификации не использовались, так как сообщества с преобладанием в покрове *Festuca altaica* [1] и *Kobresia myosuroides* не могут быть отнесены к степному типу растительности. Анализируемые 13 синтаксонов суть:

синтаксон 1 — *Potentilla anachoretica, Carex obtusata* (оп. 25);

синтаксон 2 — *Festuca auriculata* × *F. lenensis, Carex obtusata* (оп. 10);

синтаксон 3 — *Poa arctostepporum* (оп. 8);

синтаксон 4 — *Poa arctostepporum, Festuca auriculata* × *F. lenensis, Carex obtusata* (оп. 9, 13);

[1] Полные латинские названия растений с авторами приведены в таблице в предыдущей публикации (Слинченкова, 1984), где дан общий список видов встреченных в данных СС.

синтаксон 5 — *Poa arctostepporum, Helictotrichon krylovii* (оп. 20, 21);
синтаксон 6 — *Helictotrichon krylovii, Festuca auriculata* × *F. lenensis, Carex obtusata* (оп. 15, 30);
синтаксон 7 — *Helictotrichon krylovii, Carex obtusata* (оп. 17);
синтаксон 8 — *Carex obtusata, Poa arctostepporum* (оп. 23);
синтаксон 9 — *Carex obtusata, C. supina* subsp. *spaniocarpa* (оп. 19, 32);
синтаксон 10 — *Carex supina* subsp. *spaniocarpa, C. obtusata* (оп. 12, 14);
синтаксон 11 — *Carex supina* subsp. *spaniocarpa* (оп. 24, 31);
синтаксон 12 — *Carex rupestris, C. obtusata* (оп. 16);
синтаксон 13 — *Carex rupestris, Festuca auriculata* × *F. lenensis* (оп. 26, 29).

На более высоком уровне выделенные комбинации доминантов объединяются в три группы: по преобладанию стержнекорневых трав — синтаксон 1, по преобладанию мелкодерновинных злаков — синтаксоны 2—7, по преобладанию корневищно-кустовых осочек — синтаксоны 8—13.

Высокая общность состава, в основе которой богатый набор характерных видов, в том числе с высокой константностью и покрытием, затрудняла выделение ассоциаций. Предварительно установленные 13 сочетаний доминантов могли бы быть интерпретированы в качестве ассоциаций.

Нами предпринят типологический анализ состава СС как парциальных флор (Юрцев, 1987) по следующим существенным признакам: соотношению термоклиматипов, ФЦК, долготных элементов, составу и соотношению типов ценобиоморф (с учетом и без учета проективного покрытия). Выделенные по той или иной категории признаков группы описаний оценивались по местоположению СС (условия нагрева и иссушения) и сравнивались с их группировками по сочетанию доминантов и по господствующей ценобиоморфе.

Термоклиматипы. Важным аспектом характеристики флор безлесных территорий с холодным климатом является анализ по термоклиматическим элементам — группам видов с неодинаковым отношением к термической поясности климатов (Юрцев, Камелин, 1987). Вслед за В. Д. Александровой (1977) мы различаем три категории термоклиматических элементов: гекистотермную, субгекистотермную и микротермную (которые по терминологической системе Б. А. Юрцева (1981) соответствуют криофитам, гемикриофитам и некриофитам).

Соотношение термоклиматипов в изучаемых СС показано на рис. 1. На нем же отражено графически значение меры сходства Съеренсена—Чекановского по соотношению в СС термоклиматипов (Юрцев, Семкин, 1980).[2]

Широтные индексы (как и долготные), по которым можно определить принадлежность вида к тому или иному термоклиматипу (и долготному элементу), даны в списке сосудистых растений Чукотской тундры (Юрцев и др., 1979).

В процентных спектрах (рис. 1) гекистотермные виды в большинстве СС преобладают (составляют около или более 50 %); в 4 описаниях (13, 14, 17, 23) соотношение трех названных групп выравнено; в 3 описаниях (10, 12, 31) преобладают субгекистотермные виды; в оп. 32 (наиболее сухой и теплый экотоп), примыкающем к последним трем, преобладают микротермные виды, им едва уступают субгекистотермные, а гекистотермные едва представлены. Перевес гекистотермных видов наряду с повсеместным участием, иногда значительным,

---

[2] $K_0(A, B) = \frac{2n(A \cap B)}{n(A) + n(B)}$, где $n(A \cap B)$ — число общих (пересечение) видов двух сообществ, $n(A)$ — число элементов (видов) одного множества (сообщества), $n(B)$ — число видов другого множества. При процентном выражении веса элементов мера сходства Съеренсена находится так: $K_0(A, B) = \sum_{i=1}^{K} \min(a_i, b_i)$, где a_i и b_i — веса элементов множеств (сообществ) A и B в i-м описании сообществ, выраженные в процентах от суммы весов всех элементов данного описания.

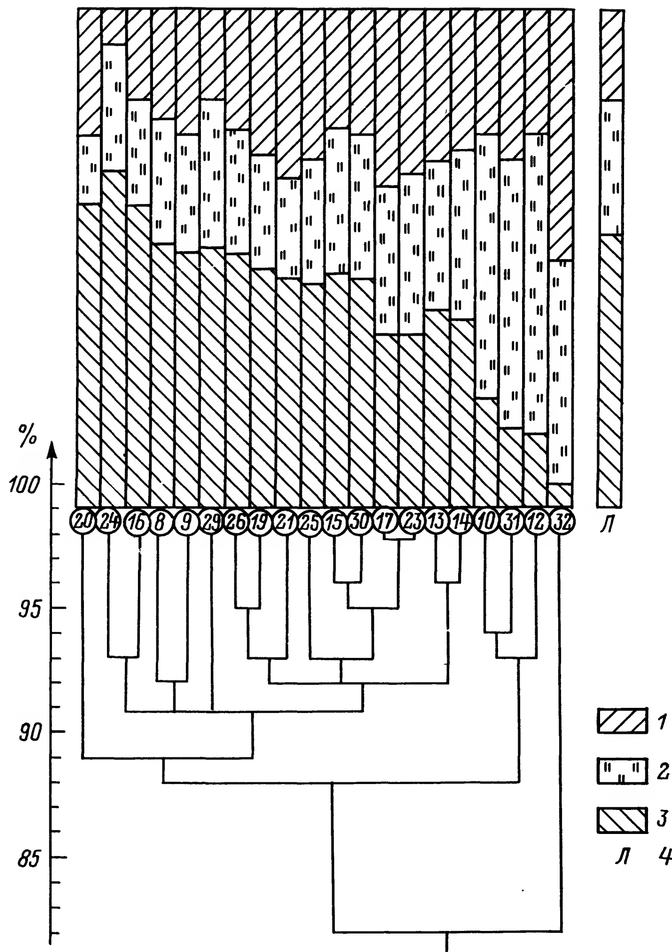


Рис. 1. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по соотношению термоклиматических элементов (без учета проективного покрытия видов).

1 — микротермные виды, *2* — субгекистотермные виды, *3* — гекистотермные виды, *4* — локальная флора. В кружках здесь и на рис. 2—6 даны номера описаний.

микротермных и субгекистотермных определяет криофитно-степную природу изучаемых СС. Существуя у своего климатического предела распространения и занимая специфические местообитания, они находятся в тесном соседстве и взаимодействии с фоновой криофитной растительностью, успешно конкурируя с ней на некоторых экотопах. Соотношения термоклиматипов в местной локальной флоре иллюстрирует правый столбец на рис. 1; они наиболее сходны с таковыми в оп. 29.

На дендрограмме максимального сходства СС по термоклиматическим элементам выделяются три очень неравноценные по числу описаний кластера. В первый попадает только одно СС (оп. 32), с максимальной долей микротермов и ничтожной — гекистотермов. Его своеобразие подчеркнуто и в анализе по ФЦК (см. ниже). Во втором кластере 3 описания (10, 12, 31), из них оп. 12 и 31, как и оп. 32, относятся к осочковой группе СС. Наряду со значительным участием микротермных видов в них преобладают субгекистотермные, доля гекистотермных минимальна. СС первого и второго кластеров приурочены к самым теплым экотопам (оп. 10 — к умеренно теплому, сильно иссушаемому). Самый

многочисленный третий кластер составили СС, в которых в основном преобладают гекистотермы. По доле гекистотермов в нем выделяются три подгруппы: *а* — гекистотермы представлены в равной степени с субгекистотермами и микротермными видами (оп. 13, 14, 17, 23); *б* — гекистотермы преобладают, но субгекистотермные и микротермные виды в сумме составляют более половины (оп. 15, 19, 21, 25, 30); *в* — гекистотермов более половины (оп. 8, 9, 16, 20, 24, 26, 29). Возрастание доли гекистотермов вполне согласуется с приуроченностью к менее прогреваемым местоположениям. Так, местоположения СС подгруппы *а* — средние хорошо прогреваемые участки южных склонов (оп. 13, 14, 17) или верхние пригребневые, прикрытые от воздействия холодных ветров (оп. 23); подгруппы *б* — более открытые участки верхних (оп. 15, 25, 30) и нижних (оп. 19, 21) частей южных склонов; подгруппы *в* — менее прогреваемые местоположения: верхние хорошо обдуваемые участки склонов (оп. 8, 9, 26, 29), выступы (оп. 16), пойменная терраса (оп. 24), склоны не южной экспозиции (оп. 20). Такое деление лишь отчасти согласуется с делением по доминантам, так как прежде всего отражает теплообеспеченность.

Более четкую увязку с делением по доминантам можно обнаружить при учете проективного покрытия видов, слагающих гекистотермную, субгекистотермную и микротермную фракции. На рис. 2 с помощью комбинации дендрограммы максимального сходства и диаграмм выделены три варианта СС со сходным соотношением в них термоклиматипов. Каждый из трех вариантов имеет представителей из злаковой и из осочковой групп СС, но представлен в них своими доминантными синтаксонами[3] — с доминированием представителей данной термоклиматической группы. В первом варианте с явным преобладанием в покрове микротермных видов, из злаковой группы СС представлены синтаксоны 5 (оп. 21), 6 (оп. 15, 30) и 7 (оп. 17); из осочковой группы СС — синтаксоны 8 (оп. 23) и 9 (оп. 19). Во втором варианте, с преобладанием в покрове субгекистотермных видов, из разнотравной группы СС представлен синтаксон 1 (оп. 25); из злаковой группы СС — синтаксоны 3 (оп. 8), 4 (оп. 9, 13), 5 (оп. 20); из осочковой группы СС — синтаксоны 11 (оп. 24, 31, отличающиеся монодоминантностью), 9 (оп. 32), 10 (оп. 12, 14). В третьем варианте, с преобладанием в покрове гекистотермных видов, из злаковой группы СС представлен синтаксон 2 (оп. 10); из осочковой группы СС — синтаксоны 12 (оп. 16) и 13 (оп. 26, 29).

Оказались разорванными между разными структурными группами СС только два синтаксона — 5 и 9. 9-й — в силу переходного характера оп. 19; 5-й, как нам кажется, предварительно был выделен искусственно. Из анализа по термоклиматипам (рис. 2) видно, что оп. 20 и 21 (синтаксон 5) вписываются (и по доминантам) соответственно в синтаксоны 4 и 6 (в последний с некоторой натяжкой).

Таким образом, внутри каждой структурной группы СС (кроме разнотравной) выделились варианты СС по преобладанию в покрове гекистотермов, субгекистотермов и микротермов, коррелирующие с доминантными синтаксонами. Несмотря на то что при таком делении (с упором на доминанты) недоучтена роль всего состава СС, оно (деление) позволяет дифференцировать экстразональную степную растительность на четкие термоклиматические типы, которые можно использовать в классификации СС.

Флороценотические комплексы. ФЦК отражают приуроченность видов к тому или иному экологически своеобразному типу сообществ (Юрцев, 1982). Пользуясь консультациями Б. А. Юрцева, все разнообразие сосудистых растений, встреченных в изучаемых СС, мы разбили на 4 ФЦК. Приуроченность видов к типам сообществ оценивали по 5-балльной шкале верности. Баллы

---

[3] При наличии более обширного материала из данного района исследований, возможно, то же получилось бы и с разнотравной группой СС.

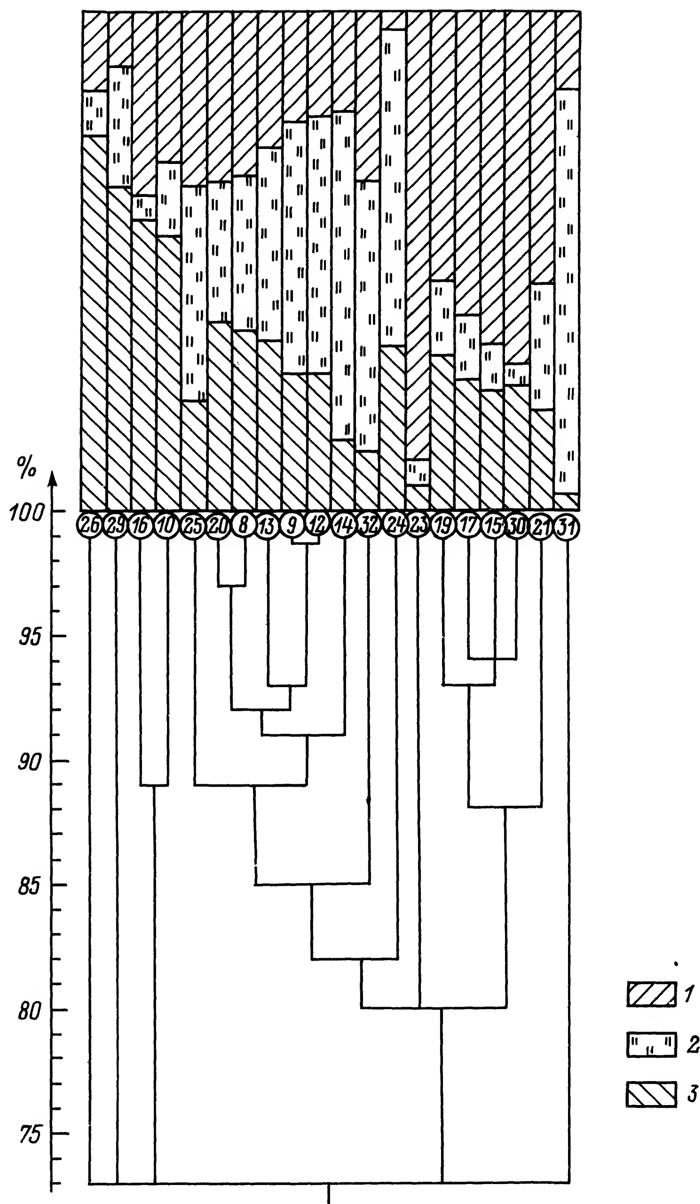


Рис. 2. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по соотношению термоклиматических элементов (с учетом проективного покрытия видов).

1 — микротермные виды, *2* — субгекистотермные виды, *3* — гекистотермные виды.

верности и константность для каждого вида приведены в опубликованной ранее статье (Слинченкова, 1984).

Из 75 видов цветковых 33 вида отнесены к криофитно-степному ФЦК, 13 — к криоксерофитно-тундровому, 16 — к ксеромезофитно-луговинному, 13 — к мезофитно-луговинному. Каждый ФЦК имеет свои подразделения по термической приуроченности к зональным типам ареалов (табл. 1).

В криофитно-степной ФЦК, наиболее важный и наиболее богато представленный, вошли виды, произрастающие только в СС, преимущественно или

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав флороценотических комплексов (ФЦК) среднего течения р. Амгуэмы

ФЦК	Подразделения ФЦК	Названия видов
I Криофитно-степной ФЦК	А Микротермные и субгекистотермные стенотопные виды	*Carex obtusata, C. supina* subsp. *spaniocarpa, Helictotrichon krylovii*
	Б Микротермные гемистенотопные виды	*Aster alpinus, Potentilla arenosa, Polygonum laxmannii, Silene repens, Cerastium arvense, Androsace septentrionalis, Selaginella sibirica*
	В Петрофильно-эрозиофильные гемистенотопные виды	*Dracocephalum palmatum, Thymus oxyodontus, Calamagrostis purpurascens, Astragalus pseudadsurgens, Potentilla anachoretica, Artemisia kruhsiana, A. arctisibirica*
	Г Субгекистотермные гемистенотопные виды	*Poa arctostepporum, Potentilla crebridens, Dianthus repens, Draba parvisiliquosa, Erysimum pallasii, Minuartia verna*
	Д Гекистотермные гемистенотопные виды	*Festuca auriculata×F. lenensis, Arenaria capillaris, Smelowskia jurtzevii, Draba arctogena*
	Е Эрозиофильные субгекистотермные и гекистотермные виды	*Rumex graminifolius, Chamerion latifolium, Saxifraga funstonii, Artemisia glomerata, Ermania parryoides, Poa malacantha*
II Криоксерофитно-тундровый ФЦК	А Ксеротермные виды	*Carex rupestris, Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica, Papaver microcarpum, Draba nivalis, Saxifraga nivalis*
	Б Некселотермные виды	*Potentilla uniflora, Artemisia furcata, Minuartia obtusiloba, Oxytropis czukotica, Eritrichium tschuktschorum, Silene stenophylla, Dryas punctata, Androsace ochotensis*
III Ксеромезофитно-луговинный ФЦК	А Микротермные виды	*Cnidiun cnidiifolium, Bromus pumpellianus, Senecio integrifolius, Helictotrichon dahuricum*
	Б Субгекистотермные виды	*Astragalus tugarinovii, Bupleurum americanum, Agrostis vinealis* subsp. *kudoi, Woodsia ilvensis, Arnica iljinii, Potentilla stipularis*
IV Мезофитно-луговинный ФЦК	А Микротермные виды	*Galium boreale, Allium schoenoprasum*
	Б Субгекистотермные виды	*Festuca altaica, Polygonum tripterocarpum, Valeriana capitata*
	В Гекистотермные виды	*Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Hierachloë alpina, Hedysarum hedysaroides, Astragalus alpinus, Oxytropis maydeliana, Lusula nivalis, Salix sphenophylla, Armeria arctica, Anemone sibirica*

явно имеющие в них свой эколого-ценотический оптимум. Это: А — микротермные и субгекистотермные стенотопные виды (растения умеренного и умеренно холодного пояса, которые, однако, занимают в них наиболее прогреваемые и иссушаемые местообитания; они имеют высокий балл верности — 4—5); Б — микротермные гемистенотопные виды (растения с более широкой экологической амплитудой, чем у группы А); В — петрофильно-эрозиофильные гемистенотопные виды (растения, приуроченные к эродированным местообитани-

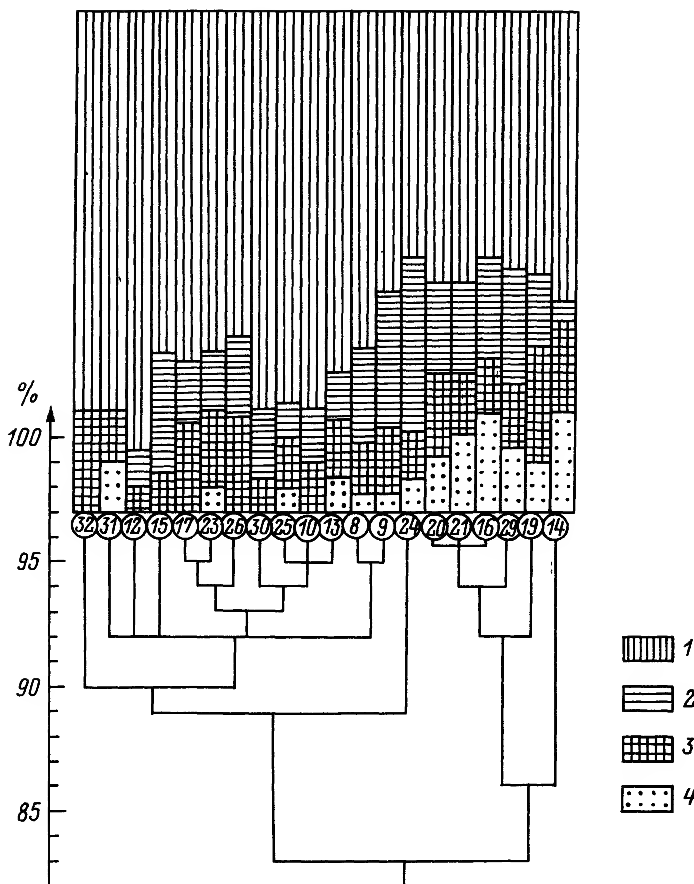


Рис. 3. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по видовому богатству флороценотических комплексов (ФЦК).

1 — криофитно-степной ФЦК, *2* — криоксерофитно-тундровый ФЦК, *3* — ксеромезофитно-луговинный ФЦК, *4* — мезофитно-луговинный ФЦК.

ям); Г — субгекистотермные гемистенотопные виды (растения, которые в данном районе встречаются в основном в сухих вариантах горных тундр); Д — гекистотермные гемистенотопные виды (растения холодного пояса, но тяготеющие к наиболее сухим и теплым участкам); Е — эрозиофильные субгекистотермные и гекистотермные виды.

В криоксерофитно-тундровый ФЦК включены растения сухих щебнистых тундр и криоксерофитных травянистых сообществ; у них самый низкий балл верности — 1. Это: А — ксеротермные виды, тяготеющие к лучше прогреваемым местообитаниям, Б — нексеротермные виды, не обнаруживающие приуроченности к прогреваемым местообитаниям.

В ксеромезофитно-луговинный ФЦК включены виды, часто заходящие в СС, но имеющие свой эколого-ценотический оптимум в ксеротермных луговинах и луговинных тундрах; у них низкий балл верности — 2. Это микротермные ксеромезофильные виды (А) и субгекистотермные ксеромезофильные (Б).

В мезофитно-луговинный ФЦК вошли растения лугов, тундровых луговин, среднеувлажненных тундр. Это микротермные (А), субгекистотермные (Б), гекистотермные (В) виды.

Соотношение ФЦК в изучаемых СС показано на рис. 3. Из диаграмм видно, что наибольшую роль во всех СС играют виды криофитно-степного ФЦК (от 50 до

80 %). Криоксерофиты представлены почти во всех СС, кроме оп. 31 и 32, где доля степных видов близка к максимальной; в остальных доля криоксерофитов варьирует от 4 до 36 %. Виды ксеромезофитно-луговинного ФЦК распределены довольно равномерно (7—23 %). Мезофитно-луговинный ФЦК в 7 СС отсутствует, в 6 — составляет 4—7 % от видового богатства, в 7 — 10—20 %.

Из дендрограммы (рис. 3) видно, что по соотношению представителей разных ФЦК СС делятся на два кластера.

В первом кластере представители криофитно-степного ФЦК имеют значительный перевес по доле видов; мезофиты отсутствуют или играют небольшую роль, доля криоксерофитов и мезоксерофитов варьирует. Наиболее своеобразные в этом кластере оп. 32 и 24. Первое из них отличает наиболее выдержанный степной состав (отсутствуют криоксерофиты и мезоксерофиты), этому соответствуют условия местопроизрастания: южный склон останцового выступа высокой террасы, хорошо прогреваемый и иссушаемый. В оп. 24, стоящем как бы на границе двух кластеров (в нем минимален перевес криофитно-степного ФЦК), максимально представлены криоксерофиты, что тоже объясняется специфичностью условий: единственный случай произрастания СС в данном районе на пойменной террасе ручья. Оба СС, а также оп. 12 и 31, примыкающие к оп. 32, принадлежат к группе с доминированием корневищно-кустовых осочек. Большинство же СС из наиболее компактной (вследствие высокого уровня сходства по соотношению ФЦК) части первого кластера представляют в основном мелкодерновинно-злаковую группу СС, фитоценозы которой произрастают в более сухих (щебнистость, крутизна) и умеренно теплых (южный склон) местоположениях. Оп. 25, представляющее фитоценоз сериального характера, относится к группе петрофитно-разнотравных СС; оп. 23 и 26 принадлежат к осочковой группе СС.

Во втором кластере перевес видов криофитно-степного ФЦК менее значителен: они составляют от 49 до 58 %. Соотношение остальных ФЦК сбалансировано (за исключением оп. 14, где криоксерофиты представлены всего одним видом); по сравнению с первым кластером заметно повышена доля мезофитного ФЦК. Местообитания этих СС менее теплые и сухие, вследствие уменьшения крутизны и щебнистости склонов (оп. 19, 29), выположенности участков (оп. 14, 16, 21), смены экспозиции с южной на восточную (оп. 20); сюда заходят арктоальпийские кустарнички *Salix sphenophylla* и *Dryas punctata*, *Kobresia myosuroides*. Большая часть описаний второго кластера (оп. 14, 16, 19, 29) относится к осочковой группе СС, в целом более мезофитной. Оп. 20 и 21 из-за перевеса в составе доминантов дерновинных злаков (*Helictotrichon krylovii*, *Poa arctostepporum*) отнесены к мелкодерновинно-злаковой группе СС. Таким образом, деление на кластеры по соотношению покрытий биоморф и по соотношению ФЦК совпадает неполностью.

Соотношение долготных элементов. На рис. 4 построены диаграммы и дендрограмма максимального сходства СС по долевому (процентному) соотношению в них долготных групп (Юрцев и др., 1979). Очень высок общий уровень сходства СС — 88 %. Их объединяет преобладание видов собственно евразиатских и амфиберингийских, при значительной доле преимущественно евразиатских и циркумполярных, а также спорадичное участие преимущественно американских видов. По соотношению двух первых элементов в данном объеме описаний на дендрограмме выделяются три кластера. Первый представлен одним СС (оп. 30); в нем на фоне преобладания собственно евразиатских видов максимально представлены преимущественно американские и минимально — циркумполярные. Во втором кластере (самом крупном) также преобладают собственно евразиатские виды, к ним приближаются по доле в видовом разнообразии амфиберингийские виды; роль циркумполярных снижена. В третьем кластере преобладают амфиберингийские виды, роль циркумполярных, собственно евразиатских и преимущественно американских

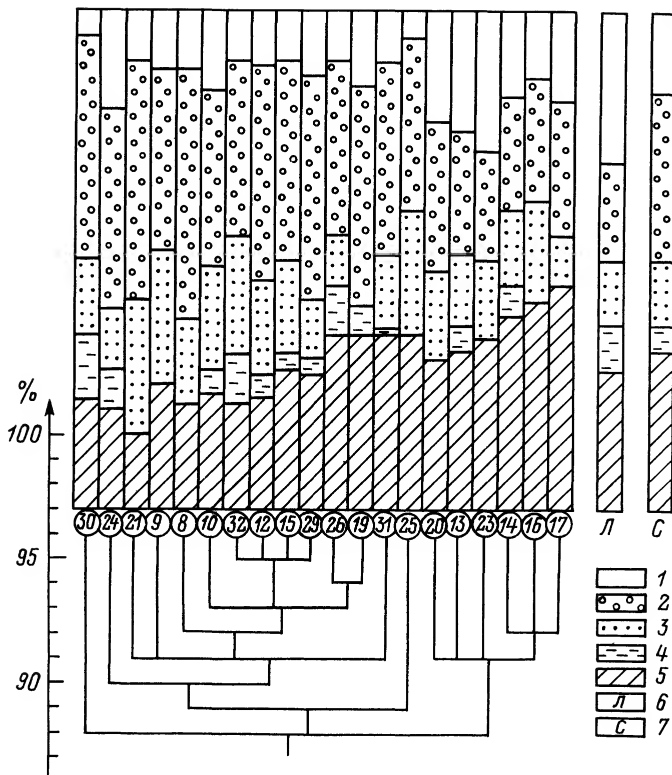


Рис. 4. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по соотношению долготных элементов (без учета проективного покрытия видов).

1 — циркумполярные виды, *2* — собственно евразиатские виды, *3* — преимущественно евразиатские виды, *4* — преимущественно американские виды, *5* — амфиберингийские виды, *6* — локальная флора, *7* — списочный состав ценофлоры степных сообществ.

относительно сбалансирована. Такое деление почти не согласуется с делением по доминантному принципу и очень слабо — с делением по ФЦК и по соотношению термоклиматических элементов. Однако распределение долготных групп в процентных спектрах специфично для СС на фоне такового локальной флоры района (рис. 4), где ощутимо преобладание циркумполярных видов и им лишь незначительно уступают амфиберингийские. При сравнении диаграмм процентного спектра ценофлоры СС и локальной флоры видно, что это своеобразие в основном состоит в значительном преобладании в СС собственно евразиатских видов (за счет циркумполярных). Из всех видов, встреченных в СС, только 12 (16 %) — циркумполярные, причем наиболее часто встречаются и доминируют или содоминируют только два — *Carex rupestris* и *Kobresia myosuroides*. Собственно евразиатских видов — 26 (34 %), причем 12 видов восточносибирские, среди них степной реликт *Helictotrichon krylovii*, большинство евразиатских видов имеет в районе р. Амгуэмы восточный предел распространения, совпадающий с пределом распространения степей в северо-восточной Азии; преимущественно евразиатские виды, составляющие 13 % (9 видов) от общего числа, регулярно встречаются в СС, причем треть из них (*Carex obtusata*, *Aster alpinus*, *Silene repens*) — микротермные виды криофитно-степного ФЦК. Присутствие преимущественно американских видов, составляющих 5 % от общего числа видов (*Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, *Calamagrostis purpurascens* и др.), и значительная доля амфиберингийских видов (32 %) свидетельствуют о флористическом родстве азиатских и американских криофитных степей (Юрцев, 1981).

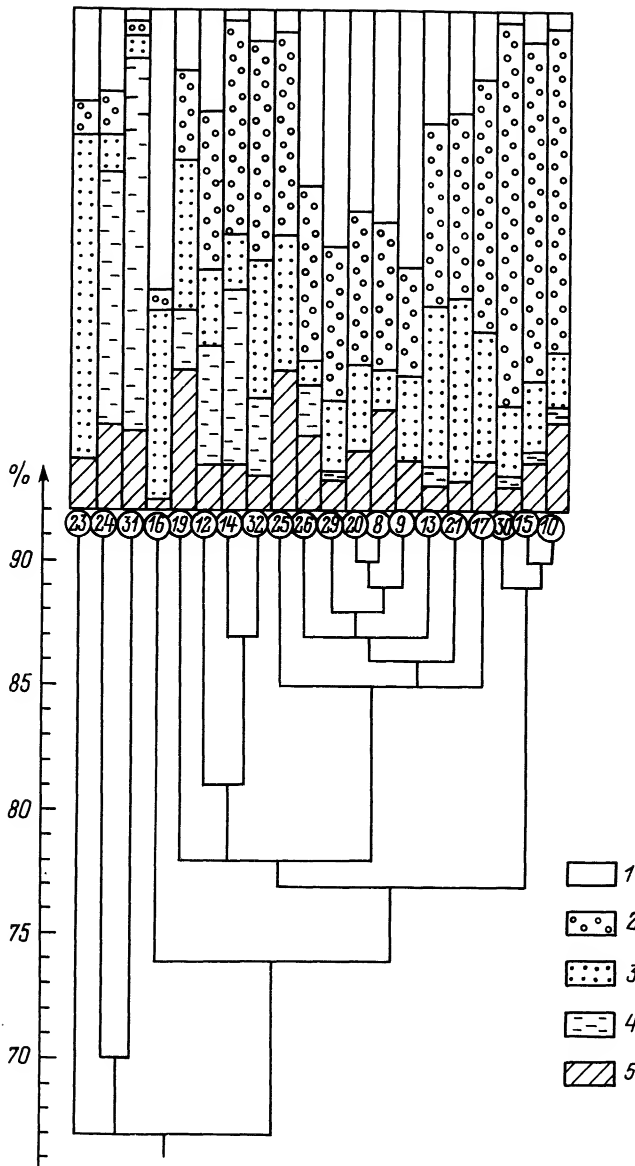


Рис. 5. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по соотношению долготных элементов (с учетом проективного покрытия видов).

1 — циркумполярные виды, *2* — собственно евразиатские виды, *3* — преимущественно евразиатские виды, *4* — преимущественно американские виды, *5* — амфиберингийские виды.

Сопоставление процентных спектров долготных элементов по доле их в суммарном проективном покрытии (рис. 5) не приводит к четкому разграничению описаний. Часть описаний (оп. 23, 24, 31, 16) присоединяется к остальным на уровне сходства 67—74 % поочередно. Выявляется центральная совокупность описаний (оп. 26, 29, 20, 8, 9, 13, 21, 17, 25) и два небольших ответвления (со значительной долей преимущественно американских видов): оп. 12, 14, 32 и оп. 10, 15, 30 (с резким доминированием собственно евразиатских видов). Как и можно было предполагать, наблюдается значительное соответствие небольших выделившихся на дендрограмме скоплений описаний доминантным

ТАБЛИЦА 2

Типы ценобиоморф в криофитно-степных сообществах среднего течения р. Амгуэмы

Тип	Подтипы		Виды (примеры)
I Подземно-связно-диффузный	1. Без центрального стержневого корня		*Carex obtusata, C. rupestris, Bromus pumpellianus*
	2. С центральным стержневым корнем		*Silene repens, Hedysarum hedysaroides, Artemisia arctisibirica*
II Надземно-связно-диффузный	1. Со стелющимися вегетативными побегами		*Thymus oxyodontus*
	2. С вертикальными верхушечными побегами		*Artemisia kruhsiana, Dracocephalum palmatum*
III Куртинно-связно-диффузный	С надземным ветвлением; образует куртинки		*Salix phlebophylla, Artemisia glomerata*
IV Якорно-ковровый	С плотными куртинками обрастания из стелющихся побегов		*Dryas punctata, Salix sphenophylla, Saxifraga funstonii*
V Мелко-плотнокуртинковый	1. Дерновинки придаточно-корневые с вертикальными побегами	а) дерновинки расползающиеся	*Kobresia myosuroides*
		б) дерновинки плотные крупные	*Festuca altaica*
		в) дерновинки плотные мелкие	*Poa arctostepporum, Helictotrichon krylovii*
	2. Дерновинки стержнекорневые с вертикальными побегами		*Potentilla arenosa, P. anachoretica, Arenaria capillaris*
	3. Дерновинки простратные		*Dianthus repens, Astragalus pseudadsurgens*
	4. Дерновинки ковровидные		*Oxytropis czucotica*
	5. Дерновинки подушковидные		*Eritrichium tschuktschorum*
VI Малопобеговый	С исключительно семенным размножением		*Ranunculus affinis, Pedicularis lanata*

синтаксонам. В злаковой группе СС оно выражено более четко, чем в осочковой.

Типы ценобиоморф. Для характеристики структуры СС жизненные формы, слагающие их и определяющие систему взаимоотношений между видами, были объединены в типы ценобиоморф (Юрцев, 1987). Типы ценобиоморф выделены на основе таких критериев, как горизонтальные размеры контура особи, плотность расположения надземных побегов, характер связи между побегами и группами побегов (использовались данные Т. Г. Полозовой (1983) по жизненным формам). В составе данных СС по сходным морфологическим признакам и по сходному влиянию на структуру СС в целом выделено 6 типов ценобиоморф (табл. 2).

Представление об общей горизонтальной структуре СС дает также таблица из предыдущей публикации (Слинченкова, 1984 : 1515), где приведены данные по суммарному проективному покрытию цветковых, мхов и лишайников.

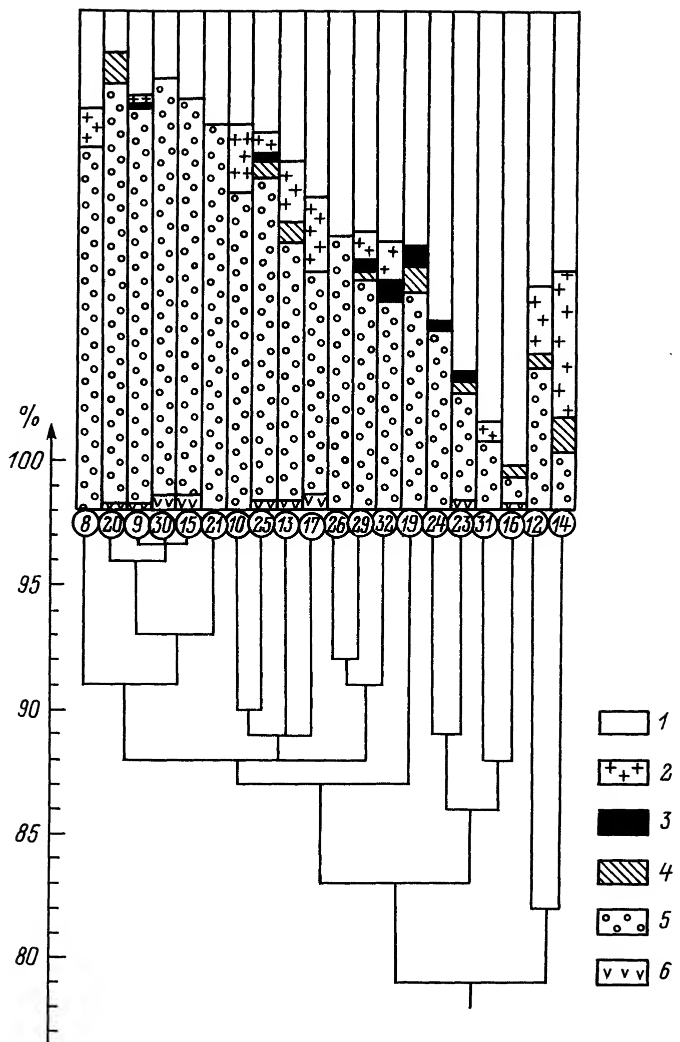


Рис. 6. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы по соотношению типов ценобиоморф (с учетом проективного покрытия видов).

1 — подземно-связно-диффузный тип (I), *2* — надземно-связно-диффузный тип (II), *3* — куртинно-связно-диффузный тип (III), *4* — якорно-ковровый тип (IV), *5* — мелко-плотнокуртинковый тип (V), *6* — малопобеговый тип (VI).

Соотношение выделенных типов ценобиоморф в каждом СС и их сходство по типам ценобиоморф показано на рис. 6. Диаграммы и дендрограмма максимального сходства построены с учетом суммарного проективного покрытия цветковых, отнесенных к той или иной ценобиоморфе, что позволило более дифференцированно представить структуру травостоя СС. (Построенные нами, но не приведенные здесь диаграммы соотношений типов ценобиоморф по доле от общего видового богатства показали высокую однородность: явное и повсеместное преобладание в СС V (мелко-плотнокуртинкового) типа ценобиоморф).

Из диаграмм видно, что во всех СС преобладают два типа ценобиоморф: I — подземно-связно-диффузный (корневищно-кустовой) и V — мелко-плотно-куртинковый (дерновинные злаки, короткокорневищные и плотнокаудексово-стержнекорневые двудольные). Остальные типы представлены спорадично. Из них ощутима роль II надземно-связно-диффузного типа (расползающиеся

ксеротермные полукустарнички). СС, в которых заметно представлен II тип ценобиоморф, очевидно, носят сериальный характер (таковы приуроченные к эродированным участкам склонов СС — оп. 12, 13, 14, 17 и в некоторой степени оп. 10). По сходному соотношению типов ценобиоморф на дендрограмме выделяются три группы СС. В первой группе преобладает V тип ценобиоморф (оп. 8, 20, 9, 30, 15, 21, 10, 25, 13, 17, 26, 29, 32, 19). В нее вошли все злаковники (синтаксоны 2—7), единственное описание разнотравной группы СС (синтаксон 1) и несколько описаний осочковой группы СС (синтаксоны 9 и 13), в которых роль I и V типов ценобиоморф выравнена. Во второй группе преобладает I тип ценобиоморф (оп. 24, 23, 32, 16). Она составлена осочниками (синтаксоны 8, 11, 12). Третью группу составили два описания 12 и 14 (синтаксон 10). Их отличает от всех остальных заметное участие в покрове полукустарничков (II тип ценобиоморф), при ведущей роли осочек (I тип ценобиоморф). Таким образом, дифференцирующим моментом, при рассмотрении всей совокупности описаний по типам ценобиоморф, является соотношение двух типов — I и V. С учетом этого целесообразно часть описаний первой группы (синтаксоны 9 и 13), в которых соотношение I и V типов ценобиоморф сбалансировано, рассматривать как отдельную группу, а вторую (синтаксоны 8, 11, 12) и третью (синтаксон 10) объединить в одно подразделение, характеризующееся значительным преобладанием в покрове I типа ценобиоморф. Такое деление не противоречит дендрограмме, согласуется с делением на группы по доминантам и позволяет воспользоваться им при выделении формаций.

Структурной особенностью СС является несомкнутость покрова растений и незначительное участие в нем споровых, играющих роль заполнителей просветов в травостое. СС с низким проективным покрытием цветковых (оп. 8 и 15) имеют самое высокое проективное покрытие лишайников, преимущественно корковых (65 и 70 %). Такая структура покрова характерна для злаковников (синтаксоны 2—7) и петрофитноразнотравной группы СС (синтаксон 1).

Случаи превышения проективного покрытия мхов 5—10 % в покрове единичны. Это уникальные СС в районе: оп. 9 (цветковые 65 %, мхи 40 %), оп. 14 (цветковые 62 %, мхи 30 %) и оп. 31 (цветковые 82 %, мхи 40 %). Оп. 9 — заброшенная сусликовина; оп. 14 и оп. 31 — с локально разросшимися куртинами *Rhytidium rugosum*. В целом СС осочковой группы характеризуются более сомкнутым, чем в злаковниках, диффузным покровом. В некоторых СС наблюдается перекрытие подъярусов (в оп. 23 и 32 суммарное проективное покрытие цветковых превышает 100 %). Роль мхов и лишайников снижена еще больше, чем в злаковниках.

Таким образом, каждый вид анализа позволил дифференцировать изучаемые СС по тому или иному типологическому признаку на кластеры, которые не всегда согласуются с делением по доминантному принципу, но тем не менее характеризуют особенности как отдельных синтаксонов, так и СС в целом.

В результате анализа СС по видовому составу, по составу и соотношению ФЦК, термоклиматических и долготных элементов, типов ценобиоморф представляется возможным говорить о них как об особом типе растительности, не характерном для зонального ландшафта данного района: криофитно-степной ФЦК в них преобладает. В большинстве СС в покрове господствуют микротермные виды в основном мелкодерновинные злаки и корневищно-кустовые осочки, что соответствует эколого-физиономической трактовке степного типа растительности (Лавренко, 1938).

Классификация. На основе методических указаний по классификации растительности методом Браун-Бланке (Миркин, 1985), изучаемый материал из неупорядоченной валовой таблицы (см. Слинченкова, 1984) был преобразован в таблицу постоянства, в которой виды располагались в порядке убывания константности. Затем была сделана попытка активную часть этой таблицы (виды

со средним постоянством) сгруппировать по сходству флористического состава в безранговые типы. Четких групп со строго дифференцирующими видами у нас не получилось. Виды, претендующие, по нашему мнению, на право быть дифференцирующими (с высоким баллом верности), оказались не включенными в активную таблицу, благодаря своей высокой константности. Сказалась высокая степень флористической однородности СС, обусловленная подходом к сбору материала (визуальное выделение естественных границ контуров сообществ практически осуществлялось по присутствию нескольких степных видов) и редкой встречаемостью сообществ такого типа. Получилось так, что процесс типизации был проделан на самой начальной стадии работы и данные СС, вероятно, по классификационной системе Браун-Бланке представляют собой одну ассоциацию. При привлечении материала по другим районам этот синтаксон, вероятно, может быть единицей более низкого ранга (поскольку он может не иметь своих характерных видов) — географическим вариантом ассоциации.

В данном случае традиционный для советской геоботаники доминантный метод классификации оказался более результативным.

Интересующие нас сообщества обладают комплексом диагностических признаков степей (Юрцев, 1978). Из-за значительного участия в них криофильных элементов флоры, господствующих в их окружении, они могут быть отнесены к подтипу криофитных степей. Региональная и секторальная особенности СС, по-видимому, могут найти отражение в выделении регионального — Чукотского варианта данного подтипа растительности. Это оправдано тем, что в СС преобладают наряду с восточносибирско-западноамериканскими видами и азиатские (*Helictotrichon krylovii, Dracocephalum palmatum, Polygonum laxmannii, Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotcensis* и др.), включая чисто чукотские (*Smelowskia jurtzevii, Poa arctostepporum, Festuca auriculata* × *F. lenensis* и др.). Кроме того, чукотские виды представлены во всех предполагаемых формациях.

Формации выделялись с учетом анализа по типам ценобиоморф, которому придавалось особое значение. Несмотря на то что деление СС по соотношению типов ценобиоморф (с учетом проективного покрытия), естественно, согласуется с делением на группы по доминантам, оно представляется нам важным на этапе выделения формаций. Невозможность их выделения в массиве описаний традиционным способом по одному доминирующему виду обусловлена полидоминантностью СС, отсутствием сильных эдификаторов с их специфическими спутниками. Поэтому, в соответствии с рекомендацией Брюссельского конгресса (Александрова, 1969 : 67), высшие классификационные единицы ранга формации можно выделить по преобладающей ценобиоморфе, от которой зависит структура травостоя.

В СС по сочетанию преобладающих типов ценобиоморф отчетливо выделяются три группы. Для их названия нами использованы принятые в литературе по степям термины, обозначающие типы ценобиоморф через представителей соответствующих групп растений: осочково-петрофитноразнотравная формация (преобладают каудексово-стержнекорневые двудольные), осочково-мелкодерновиннозлаковая формация (преобладают мелкодерновинные злаки), злаково-корневищноосочковая формация (преобладают корневищно-кустовые осочки). Господствующие ценобиоморфы первых двух формаций принадлежат одному типу ценобиоморф, но разным подгруппам (стержнекорневой и кистекорневой). Этому соответствуют существенные различия в сукцессионном статусе и структуре СС.

В пределах каждой формации (кроме осочково-петрофитноразнотравной), как показал анализ по термоклиматипам, выделяются три группы экологически однородных СС: гекистотермная, субгекистотермная и микротермная. Так как деление СС по соотношению термоклиматипов с учетом проективного покрытия, дифференцирующее их прежде всего по отношению к теплу, хорошо согласуется с доминантными подразделениями, соответствующие этим подразделениям

единицы использованы в ранге группы ассоциаций. Названия группам ассоциаций даны по преобладающему термоклиматипу.

Ассоциации выделялись по сочетанию доминантов. Предварительно выделены 13 комбинаций доминантов (синтаксонов). Анализ СС по соотношению ФЦК, отражающих прежде всего сходство по влагообеспеченности, позволил уточнить положение некоторых СС в этих синтаксономических единицах. В злаковниках оп. 8 объединено с парой оп. 9—13 и оп. 17 — с парой оп. 30—15 как обнаруживающие сходство не только по составу доминантов, но и по тяготению в первом случае к более сухим и менее прогреваемым местоположениям, во втором — к сухим и более прогреваемым. В осочковой группе СС объединены в один синтаксон пары оп. 32—19 и оп. 12—14 как сходные по составу доминантов и приуроченные к менее сухим и более прогреваемым местоположениям. Положение оп. 20 и 21 (синтаксон 5) было уточнено ранее в результате анализа по термоклиматипам.

Таким образом, установлено 9 ассоциаций. Название каждой ассоциации представлено перечислением доминантов в порядке убывания их роли в покрове.

КЛАССИФИКАЦИЯ КРИОФИТНО-СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. АМГУЭМЫ

Тип растительности — степи

Подтип — криофитные степи

Региональный вариант — Чукотский (Западно-Берингийский).

Осочково-петрофитноразнотравная формация.

I Субгекистотермная группа ассоциаций:

ассоциация 1 — Potentilla anachoretica + Carex obtusata (оп. 25).

Осочково-мелкодерновиннозлаковая формация.

I Гекистотермная группа ассоциаций:

ассоциация 2 — Festuca auriculata × F. lenensis + Carex obtusata (оп. 10).

II Субгекистотермная группа ассоциаций:

ассоциация 3 — Poa arctostepporum + Festuca auriculata × F. lenensis + (Helictotrichon krylovii) + Carex obtusata (оп. 8, 9, 13, 20).

III Микротермная группа ассоциаций:

ассоциация 4 — Helictotrichon krylovii + Festuca auriculata × F. lenensis + Carex obtusata (оп. 15, 17, 21, 30).

Злаково-корневищноосочковая формация.

I Гекистотермная группа ассоциаций:

ассоциация 5 — Carex rupestris + Festuca auriculata × F. lenensis (оп. 26, 29).

ассоциация 6 — Carex rupestris + C. obtusata (оп. 16).

II Субгекистотермная группа ассоциаций:

ассоциация 7 — Carex supina subsp. spaniocarpa + C. obtusata + Festuca auriculata × F. lenensis (оп. 12, 14, 19, 32).

ассоциация 8 — Carex supina subsp. spaniocarpa + Poa arctostepporum (оп. 24, 31).

III Микротермная группа ассоциаций:

ассоциация 9 — Carex obtusata + Poa arctostepporum (оп. 23).

В предлагаемой классификационной схеме не отражено наличие мохово-лишайникового яруса, несмотря на значительное его участие в некоторых СС (см. выше). По-видимому, формирование прерывистого яруса некоторых мхов и корковых лишайников отражает определенные стадии сукцессий, но имеющегося материала недостаточно для более определенных суждений. Привлечение материалов по экстразональным СС других районов континенталь-

ного сектора Чукотской тундры, возможно, позволит отразить участие мхов и лишайников на уровне субассоциаций или вариантов.

Предлагаемая классификация, как нам кажется, дает представление о разнообразии сочетаний доминантов и типов ЦБМ в травостое СС данного района. Высокая общность видового состава СС, с одной стороны, и довольно широкое разнообразие сочетаний доминантов и ЦБМ — с другой, обусловленное особенностями изучаемого объекта (экстразональность, реликтовость, полидоминантность, уникальность местоположений), затрудняли выделение синтаксонов. Группировки описаний по разным показателям не совпадают, но, как правило, увязываются с местоположениями СС и отражают общую специфику экотопов. Использование для характеристики СС некоторых видов типологического анализа способствовало уточнению числа и упорядочению синтаксонов. Различающиеся по набору доминантов ассоциации, как показал анализ по ФЦК, тяготеют и к определенным местоположениям. Упорядочение ассоциаций в пределах формаций осуществлено с помощью анализа по термоклиматипам: группы ассоциаций в каждой формации расположены в порядке нарастания участия в покрове СС микротермных видов.

Предварительный характер классификации обусловлен ограниченным количеством описаний: выделенные ассоциации представлены очень небольшим, а в некоторых случаях одним конкретным фитоценозом. Привлечение дополнительного описательного материала, вероятно, позволило бы скорректировать или дополнить предлагаемую схему классификации реликтовых СС; однако низкая повторность описаний связана с реликтовой природой СС, часть из которых заведомо редки или приурочены к уникальным местоположениям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 2. С. 1—265. — *Миркин Б. М.* Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа: Изд-во Башкир. гос. ун-та, 1985. 32 с. — *Полозова Т. Г.* Состав биоморф и некоторые особенности структуры реликтовых степных сообществ Западной Чукотки // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1503—1512. — *Слинченкова Е. Ю.* Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1509—1519. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 11. С. 1566—1578. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методологические проблемы флористики. Л.: Наука, 1987. С. 47—66. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы флористики. Л.: Наука, 1987. С. 242—267. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706—1718. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—114.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 IV 1990.

SUMMARY

A number of relic cryophyte-steppe phytocoenoses (20 plots examined) from the middle course of the Amguema river (the isthmus of the Chukotka peninsula; Slinchenkova, 1984) has been analyzed as partial floras (Yurtsev, 1982) according to some typological characteristics such as the thermoclimatical and longitudinal floro-coenotical complexes, of coenobiomorphs, etc. The grouping of plots according to various criteria is essentialy different, but all of them correspond to their specific habitat. The plots can not be subdivided into syntaxa using Braun-Blanquet's criteria. But if the combination of dominant species as the criterion is used, one can recognize 9 associations; the associations can be grouped into 3 formations by the predomination of one of the 3 coenobiomorphs which give the community its characteristic structure. Within two formations several groups of associations were recognized on the base of their predominant thermoclimatic type.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26

О. Ю. Сенцова

О РАЗНООБРАЗИИ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ АЦИДОТЕРМОФИЛЬНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ РОДА *GALDIERIA* (*RHODOPHYTA, CYANIDIOPHYCEAE*)

O. Ju. SENTSOVA. ON THE DIVERSITY OF ACIDO-THERMOPHILIC UNICELLULAR ALGAE OF THE GENUS *GALDIERIA* (*RHODOPHYTA, CYANIDIOPHYCEAE*)

Для оценки разнообразия водорослей рода *Galdieria* были изучены 9 штаммов, выделенных из терм о-ва Кунашир, п-ова Камчатка и Северной Америки. Все штаммы отличались от единственного в этом роде вида *G. sulfuraria* по размерам клеток, форме и числу хлоропластов. Обнаруженные морфологические особенности штаммов позволили уточнить диагноз рода и описать три новых вида: *Galdieria partita, G. maxima, G. daedala.* Приведены данные по культуральным, кинетическим и пигментным характеристикам типовых штаммов при росте в авто-, миксо- и гетеротрофных условиях. Отмечено сходство по кинетике роста между *G. partita* и *G. daedala* и своеобразие видов по пигментным характеристикам.

Эукариотные одноклеточные ацидотермофильные водоросли *Cyanidiophyceae* занимают особое место в системе водорослей, поскольку в них сочетаются отдельные признаки синезеленых, зеленых и красных водорослей и ряд уникальных особенностей. Предполагается, что *Cyanidiophyceae* являются реликтовыми организмами, связанными с переходным этапом в эволюции низших фототрофов. Этими водорослями представлен значительный диапазон усложнения строения клеток и способов питания, изменения состава липидов (Merola et al., 1981). Представления о систематическом положении водорослей *Cyanidiophyceae* неоднократно менялись. Долгое время их ошибочно относили к одному таксону *Cyanidium caldarium* (Allen, 1959; De Luca et al., 1972—1973; Brock, 1978). Важным шагом в изучении этих объектов стала разработка их классификации, осуществленная итальянским исследователем A. Merola с сотрудниками (1981). Классификация создана, по словам авторов, для трех видов, обитающих в смешанных популяциях в кислых термальных источниках. Они отнесены к трем родам и двум семействам. Водоросли, имеющие вакуоли и многочисленные митохондрии, отнесены к сем. *Galdieriaceae* Merola. Род *Galdieria* Merola объединяет водоросли со следующими признаками: клетки шаровидные, размножение автоспорами, хлоропласт один, окруженный одинарной мембраной и содержащий хлорофилл *a* и *C*-фикоцианин. Единственный вид *Galdieria sulfuraria* (Galdieri) Merola характеризуется клетками 3—11 мкм в диам. и образованием 4—8—16—32 автоспор. В сопровождающем описания тексте указано, что данной водоросли свойственна способность к гетеротрофии. Из приведенного рисунка видно, что хлоропласт у *G. sulfuraria* имеет чашевидную форму.

Типовым штаммом *G. sulfuraria* является выделенный из Pozzuoli Solfatara (Италия) штамм 002. Описаний других штаммов этого вида или указаний на его внутривидовое разнообразие в литературе не имеется. На основании известных данных некоторые из штаммов, описанные по старой таксономии как *Cyanidium*

caldarium, могут быть отнесены к *Galdieria sulfuraria*. Выделенные из источников Сев. Америки, Камчатки, Курильских и Японских островов эти штаммы были сходны по размерам клеток (у разных штаммов минимальные размеры — 3.0—4.1 мкм, максимальные —10.5—12.0 мкм) и числу автоспор (Громов и др., 1979; Nagashima, Fukuda, 1981). Морфология хлоропласта описана только для одного из этих штаммов — выделенного в Японии штамма М-8 или 002, хлоропласт которого назван многодольным (Nagashima, Fukuda, 1981; Nagashima et al., 1984).

Возникает вопрос о том, существуют ли другие виды этого рода или внутривидовые таксоны. С целью оценки разнообразия представителей рода *Galdieria* были выделены чистые культуры этих водорослей из различных районов Дальнего Востока и проведено сравнение их между собой, а также с коллекционным штаммом, выделенным в Сев. Америке, по морфологическим, культуральным и физиолого-биохимическим признакам. Обнаруженные морфологические особенности штаммов позволили описать три новых вида рода *Galdieria*.

Материалы и методы

1) Штаммы 10-6, 11-6, 12-6, 13-6 выделены в 1986 г. (Сенцова и др., 1988) из накопительной культуры *Cyanidium caldarium* (кальдера Узона, Камчатка), которая была получена Л. М. Герасименко и хранится в коллекции Института микробиологии АН СССР (ИНМИ). Накопительную культуру, а также выделенные из нее штаммы поддерживали на жидкой минеральной среде на свету.

2) Штаммы 21-8, 22-8, 24-8, 26-8 выделены в 1988 г. из материала, собранного в горячем кислом источнике (*t* 37 °C, pH 4) на о-ве Кунашир (Большая Курильская гряда) С. Н. Горячевым и любезно предоставленного им автору. Поддерживались на жидкой минеральной среде на свету.

3) Штамм Аллен выделен М. Allen из источника в Йеллоустонском национальном парке (США, штат Вайоминг) и отнесен к *C. caldarium*. Получен из коллекции ИНМИ в 1986 г. под названием *C. caldarium*. Идентифицирован в настоящей работе как *Galdieria* sp. Поддерживался в коллекции ИНМИ (с 1971 г.) на среде с глюкозой в темноте, в данной работе — на минеральной среде на свету.

Водоросли выращивали на минеральной среде (Allen, 1959), в которой устанавливали pH 2.0—2.2 путем добавления H_2SO_4. В вариантах с добавлением лимонной кислоты или глюкозы эти компоненты вносили в концентрации 1 %. Для приготовления плотных сред стерилизовали по отдельности жидкую минеральную среду в 2-кратной концентрации и 2 %-ный агар Difco (США). Расплавленный и остуженный агар смешивали с минеральной средой (1 : 1). Культивирование на жидкой среде проводили в колбах объемом 100 мл (50 мл среды) при постоянном освещении (1200 лк), температуре 35 °C, на качалке (120 об/мин). На агаризованной среде культуры выращивали в чашках Петри в люминостате при освещении 1000 лк и температуре 30 °C. Посевным материалом во всех вариантах опытов, где это особо не оговаривается, служила культура, выращенная автотрофно на свету.

Морфологию клеток определяли в культурах разного возраста, выращенных на жидких и плотных средах. Для микроскопии использовали широкопольный оптический микроскоп Leitz Orthoplan (ФРГ). При определении морфологии хлоропластов проводили наблюдения в светлом поле с объективом $\times$100 и с помощью флуоресцентной приставки при возбуждении флуоресценции хлорофилла в интервале длин волн 530—560 нм с объективом $\times$63.

Размеры и численность клеток, содержание пигментов определяли, как описано ранее (Сенцова и др., 1988).

Результаты и обсуждение

Исследованные штаммы были отнесены к классу *Cyanidiophyceae*, сем. *Galdieriaceae*, роду *Galdieria* по типу строения клеток, способу размножения, составу пигментов и экологическим признакам. Они не могли быть, однако, идентифицированы как *G. sulfuraria*, так как отличались от этого вида по морфологии клеток и хлоропластов. По этим признакам штаммы подразделялись на три группы: 1-я — все камчатские штаммы и штамм Аллен; 2-я — кунаширские штаммы 21-8, 22-8, 24-8; 3-я — кунаширский штамм 26-8. Между группами наблюдались различия по размерам клеток при авто-, миксо- и гетеротрофном способах выращивания,[1] числу и форме хлоропластов на разных стадиях цикла развития клеток, числу автоспор и форме оболочек материнских клеток до и после освобождения автоспор (табл. 1; рис. 1). Особенности морфологии, характерные для штаммов каждой из групп, послужили основанием для выделения трех новых видов рода *Galdieria* и уточнения описания рода.

***Galdieria* Merola emend. Sentzova.** Algae heterotrophae facultativae, cellulis solitariis, globosis, quae tantum autosporis multiplicantur. Chloroplastus parietalis, indivisus vel laciniatus vel chloroplasti pauci.

H a b i t a t i o. Thermas acidas incolit.

D i s t r i b u t i o. Europa, Asia, America borealis (regiones vulcanicae).

Клетки одиночные, шаровидные. Хлоропласт стенкоположный, сплошной или разделенный на доли или хлоропластов несколько. Размножение только автоспорами. Водоросли факультативно гетеротрофные.

М е с т о о б и т а н и е. Кислые термальные источники.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европа, Азия, Сев. Америка (районы вулканической деятельности).

Род *Galdieria* объединяет одноклеточные ацидотермофильные водоросли *Cyanidiophyceae*, характерными чертами строения которых являются: гладкая оболочка, один или несколько стенкоположных хлоропластов, наличие вакуоли, размножение путем образования автоспор. В отличие от других *Cyanidiophyceae* водоросли *Galdieria* способны к гетеротрофии. Эту способность целесообразно в данном случае отметить как родовой признак, поскольку она составляет существенное отличие рода от двух других родов *Cyanidiophyceae*, характеризующихся строгой автотрофностью, и имеет важное значение для выявления и идентификации водорослей. Как следует из результатов настоящей работы, род не ограничивается видом *G. sulfuraria*, отнесенным к роду при первом описании (Merola et al., 1981). К роду относятся водоросли, разнообразные по морфологии, физиологии и метаболическим возможностям. Систематическими признаками для разграничения видов внутри рода могут служить размеры клеток, форма и число хлоропластов, число автоспор, а также форма материнских клеток с автоспорами и пустых оболочек материнских клеток после выхода автоспор. Диаметр клеток у разных видов варьирует при выращивании в автотрофных условиях в следующих пределах: 2.5—8.0, 3.0—11.0, 6.0—16.5 мкм. У некоторых видов максимальные размеры клеток увеличиваются при переходе на миксо- или гетеротрофный способ питания. Для стандартных условий размеры клеток можно считать достаточно устойчивым признаком. К видам с наиболее мелкими клетками относятся *G. partita* и *G. daedala*, крупными размерами отличается *G. maxima*. Наиболее важными для систематики рода признаками следует считать форму и число хлоропластов. В зависимости от вида и стадии цикла развития хлоропласт может быть чашевидным или поясковидным, узорным, извитым, сплошным или разделенным на доли. У некоторых видов в цикле развития клеток происходит разделение сплошного хлоропласта на доли

[1] Здесь и далее автотрофные условия — свет, минеральная среда; миксотрофные — свет, минеральная среда + глюкоза; гетеротрофные — темнота, минеральная среда + глюкоза.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические особенности штаммов *Galdieria* sp.

Признаки	Возраст клеток или условия культивирования	Штаммы			
		10-6, 11-6, 12-6, 13-6	Аллен	24-8, 21-8, 22-8	26-8
Форма клеток	Автоспоры после освобождения	Неправильно-шаро видная или конусовидная	Аналогично штамму 10-6	Неправильно-шаровидная или конусовидная	Шаровидная
	Молодые и зрелые клетки	Шаровидная	То же	Шаровидная	Шаровидная, неправильно-шаровидная
Диаметр клеток, мкм	Автотрофные условия	2.5—8.0	2.5—10.0	6.0—16.5	2.5—8.0
	Миксо- или гетеротрофные условия	2.5—11.0	2.5—13.0	6.0—16.5	2.5—10.0
Хлоропласты	Автоспоры после освобождения	Один, стенкоположный, чашевидный	Аналогично штамму 10-6	2 или больше, стенкоположные	Один, стенкоположный, причудливой формы
	Молодые клетки	Один, стенкоположный, поясковидный или гантелевидный	То же	Несколько стенкоположных хлоропластов разной формы	То же
	Зрелые клетки	Один, стенкоположный, состоящий из долей, или несколько хлоропластов	» »	То же	Один, стенкоположный, многодольный или извитой, или более одного хлоропласта
	Наиболее крупные клетки без автоспор	Много хлоропластов овальной формы	» »	» »	То же
Число автоспор	Автотрофные условия	4, редко 8	4—8	2—4	4—8
	Миксо- или гетеротрофные условия	4—8	» »	4—8	8—16

и отдельные хлоропласты. Число хлоропластов более одного уже на стадии автоспор характерно для *G. maxima*, тогда как у остальных видов в автоспорах и молодых клетках присутствует один хлоропласт. Автоспоры одинаковой величины образуются в материнских клетках по 4—8, 2—4—8, 4—8—16 или 4—8—16—32 в зависимости от вида. Внутри этих пределов число их может определяться условиями выращивания. По форме автоспоры бывают неправильно-шаровидными, конусовидными или тетраэдрическими. По форме клетки с автоспорами *G. daedala* отличается от остальных видов тем, что оболочка таких клеток у этого вида растягивается и клетка выглядит, как шар с выпуклостями, тогда как у других видов эти клетки имеют форму правильного шара (рис. 1). По-видимому, это свидетельствует о различиях в степени жесткости оболочек. Пустые оболочки материнских клеток после выхода автоспор сохраняются в культуре, они имеют чечевицеобразную или сумковидную форму в зависимости от вида.

1. ***Galdieria partita*** **Sentzova sp. nov.** Cellulae globosae, 2.5—8.0 mkm in diam, mixo- et heterotrophice crescentes ad 11.0 mkm. Chloroplastus parietalis, in autosporis semper unus cupuliformis, in cellulis juvenilibus semper unus cinguliformis vel halteriformis, in cellulis adultis unus, faciem earum fere omnino tectus, laciniatus, vel chloroplasti pauci. Autosporae 4—8, conoideae. Membranae vacuae cellularum matricalium lentiformes vel bursiformes (fig. 1, *A*).

Habitatio. Thermas acidas incolit.

Distributio. URSS, Kamtchatka; USA, Viridarium nationale Yellowstone.

Typus: URSS, Kamtchatka, Uzon, caldera, juxta thermas. VII—VIII 1984, L. M. Gerasimenko. Stammum typicum 10-6 e cultura accumulativa a O. Ju. Sentzova isolatum, in Instituto Physiologiae plantarum Acad. Sci. URSS (Mosqua) conservatur.

Affinitas. Species nostra *Galdieriae daedalae* dimensionibus cellularum similis est sed ab ea et speciebus congeneribus forma et numero chloroplastorum differt.

Клетки шаровидные, 2.5—8.0 мкм в диам., в условиях миксо- или гетеротрофного роста до 11.0 мкм. Хлоропласт стенкоположный, в автоспорах один чашевидный, в молодых клетках поясковидный незамкнутый или гантелевидный, в зрелых клетках один, выстилающий почти всю поверхность клетки и состоящий из крупных долей, или хлоропластов несколько. Автоспоры по 4—8, конусовидные. Пустые оболочки материнских клеток после освобождения автоспор чечевицеобразные или сумковидные (рис. 1, *А*).

Местообитание. Кислые термальные источники.

Распространение. СССР, Камчатка; США, Йеллоустонский национальный парк.

Тип: СССР, Камчатка, кальдера Узона, горячий источник, VII—VIII 1984, Л. М. Герасименко. Типовой штамм 10-6 выделен О. Ю. Сенцовой из накопительной культуры, хранится в коллекции Института физиологии растений АН СССР (ИФР, Москва).

Изученный материал. Штаммы 10-6 (типовой штамм), 11-6, 12-6, 13-6 [2] (Камчатка, кальдера Узона), штамм Аллен (Сев. Америка, Йеллоустон) в коллекции кафедры клеточной физиологии и иммунологии биологического факультета Московского государственного университета (ККФИ, биофак МГУ).

Примечание. Вид *G. partita* сходен по размерам клеток с *G. daedala*, отличается от этого и других видов рода формой и числом хлоропластов.

В клетках на стадии автоспор хлоропласт сплошной чашевидный, что делает их схожими с *G. sulfuraria*. С увеличением размеров клеток хлоропласт

[2] Отнесение этих камчатских штаммов (прежнее обозначение типового штамма — К-1) к *G. sulfuraria* в предыдущей работе, где не был проведен анализ морфологии хлоропластов (Сенцова и др., 1988), следует считать ошибочным.

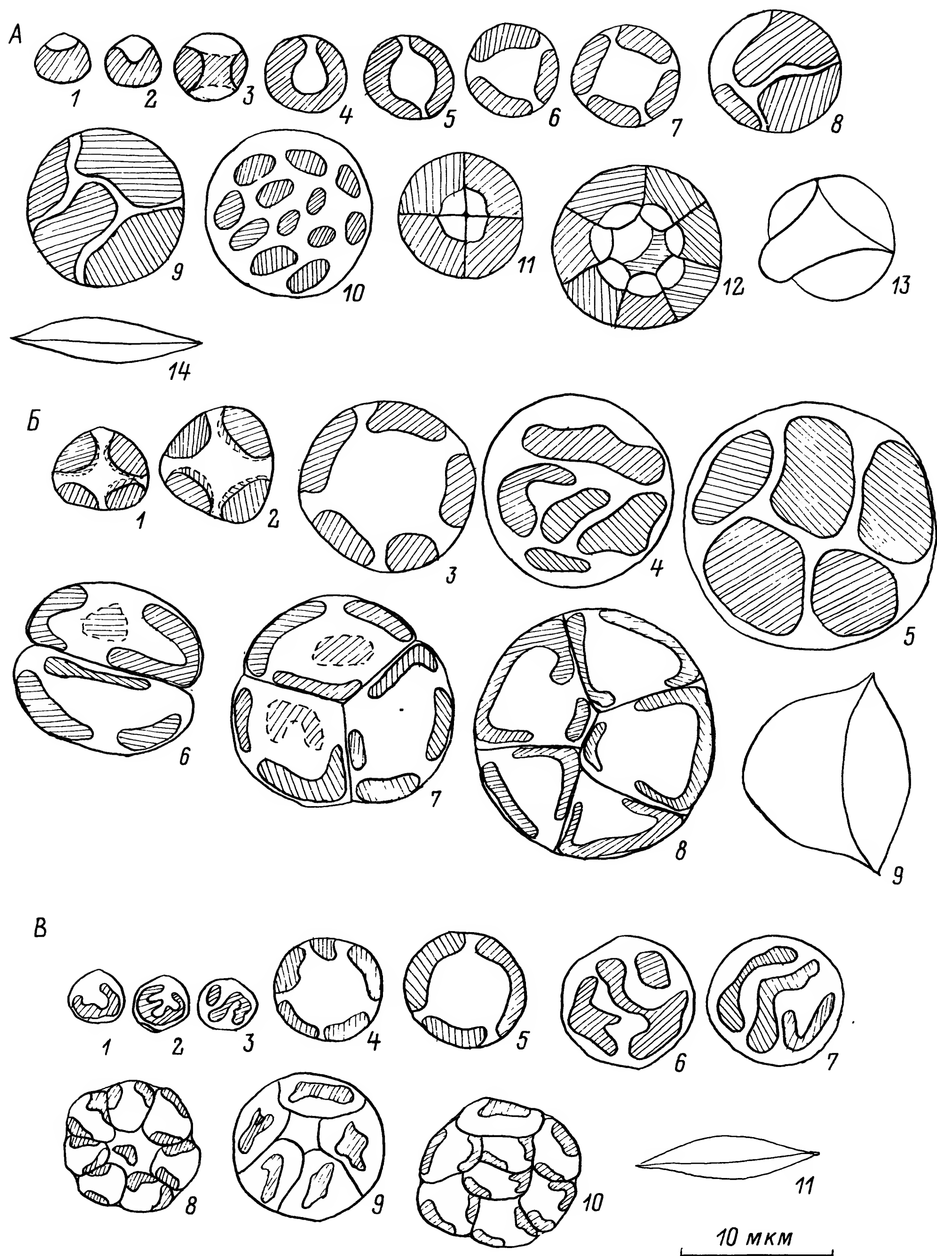


Рис. 1. Особенности морфологии видов *Galdieria*.

А — *G. partita* штамм 10-6: *1, 2* — автоспоры после освобождения; *3, 4* — молодые клетки; *5—7* — клетки в оптическом сечении; *8—10* — зрелые клетки (вид с поверхности); *11, 12* — клетки с 4 и 8 автоспорами; *13, 14* — пустые оболочки материнских клеток. *Б* — *G. maxima* штамм 24-8: *1, 2* — автоспоры после освобождения; *3* — клетка в оптическом сечении; *4, 5* — вид клеток с поверхности; *6—8* — клетки с 2, 4 и 8 автоспорами; *9* — пустая оболочка материнской клетки. *В* — *G. daedala* штамм 26-8: *1—3* — автоспоры после освобождения; *4—5* — клетки в оптическом сечении; *6, 7* — вид клеток с поверхности; *8, 9* — клетки с 8 автоспорами; *10* — клетка с 16 автоспорами; *11* — пустая оболочка материнской клетки. *Штриховкой* обозначены хлоропласты в плоскости оптического сечения, *обратной штриховкой с пунктирной границей* — хлоропласты, видимые ниже плоскости оптического сечения.

принимает форму пояска и затем разделяется на доли и части. Среди изученных штаммов наблюдалось единообразие по морфологическим признакам, за исключением максимальных размеров клеток. Камчатские штаммы отличались от североамериканского штамма тем, что для них было характерно увеличение размеров клеток до 11.0 мкм при переходе с авто- на миксо- или гетеротрофный способ питания (распределение клеток по размерам см. Сенцова и др., 1988), тогда как у штамма Аллен клетки с такими размерами присутствовали и в автотрофной культуре, составляя несколько процентов от общего числа клеток, а при двух других типах питания их доля в популяции возрастала. Следует отметить, что максимальные размеры клеток не были постоянными в период поддержания штамма Аллен в коллекциях СССР. При автотрофном росте они составляли в 1972 г. (через 3 года после получения из-за рубежа) 8.0 мкм (Герасименко и др., 1972), в 1986 г., после многолетнего поддержания на среде с глюкозой в темноте, они были 13.0 мкм и в 1988 г. — 11.0 мкм (табл. 1). Можно считать, что штамм Аллен представляет собой в настоящее время лабораторную, а не природную форму.

2. ***Galdieria maxima*** **Sentzova sp. nov.** Cellulae globosae, nutritione qualibet 6.0—16.5 mkm in diam. Chloroplasti parietalis 2-pauci forma irregulari vel ovales. Autosporae 2—4—8, irregulariter globosae vel conoideae. Membranae vacuae cellularum matricalium bursiformes (fig. 1, *Б*).

Habitatio. Thermas acidas incolit.

Distributio. URSS, insula Kunashir.

Typus: URSS, insula Kunashir, thermae acidae. VIII—IX 1988, S. N. Gorjachev. Stammum typicum 24-8 e proba naturali a O. Ju. Sentzova isolatum, in Instituto Physiologiae plantarum Acad. Sci. URSS (Mosqua) conservatur.

Affinitas. A speciebus ceteris Galdieriae magnitudine, chloroplastis semper numerosis non solitariis differt.

Клетки шаровидные, 6.0—16.5 мкм в диам. независимо от условий питания. Хлоропласты от двух до нескольких, стенкоположные, неправильной или овальной формы. Автоспоры по 2—4—8, после освобождения неправильно-шаровидные или конусовидные. Оболочки материнских клеток после выхода автоспор сумковидные (рис. 1, *Б*).

Местообитание. Горячие кислые источники.

Распространение. СССР, о-в Кунашир.

Тип: СССР, о-в Кунашир, источник (*t* 37 °С, pH 4), VIII—IX 1988, С. Н. Горячев. Типовой штамм 24-8 выделен из природной популяции водорослей О. Ю. Сенцовой, хранится в коллекции ИФР (Москва).

Изученный материал. Штаммы 21-8, 22-8, 24-8 (типовой штамм), о-в Кунашир, в коллекции ККФИ биофака МГУ.

Примечание. Характерными признаками *G. maxima*, отличающими его от других видов рода, являются крупные размеры клеток и присутствие в них более одного хлоропласта, начиная со стадии автоспор. По мере увеличения размеров клеток число хлоропластов в них увеличивается. В отличие от других видов *Galdieria* у *G. maxima* может образовываться 2 автоспоры.

3. ***Galdieria daedala*** **Sentzova sp. nov.** Cellulae globosae vel irregulariter globosae, 2.5—8.0 mkm in diam., mixo- et heterotrophice crescentes ad 10.0 mkm. Chloroplastus parietalis, in autosporis et cellulis juvenilibus unus, daedalus variiformis, in cellulis adultis unus multilaciniatus, flexuosus vel chloroplasti pauci. Autosporae 4—8—16. Membranae cellularum matricalium prout forma autosporarum protractae, vacuae lentiformes (fig. 1, *В*).

Habitatio. Thermas acidas incolit.

Distributio. URSS, insula Kunashir.

Typus: URSS, insula Kunashir, thermae acidae. VIII—IX 1988, S. N. Gorjachev. Stammum typicum 26-8 e proba naturali a O. Ju. Sentzova isolatum, in Instituto Physiologiae plantarum Acad. Sci. URSS (Mosqua) conservatur.

Affinitas. Ab omnibus speciebus congeneribus chloroplastis daedalis variiformibus, necnon forma autosporarum matricalium differt.

Клетки шаровидные или неправильно-шаровидные, 2.5—8.0 мкм в диам., в условиях миксо- или гетеротрофного роста до 10.0 мкм. Хлоропласт стенкоположный, в автоспорах и молодых клетках один, с узорными очертаниями, разнообразный по форме; в зрелых клетках хлоропласт многодольный, извитой или хлоропластов несколько. Автоспоры по 4—8—16. Оболочки материнских клеток с автоспорами растягиваются по форме автоспор. Пустые оболочки после освобождения автоспор чечевицеобразные (рис. 1, *В*).

Местообитание. Горячие кислые источники.

Распространение. СССР, о-в Кунашир.

Тип: СССР, о-в Кунашир, источник (*t* 37 °С, pH 4), VIII—IX 1988, С. Н. Горячев. Типовой штамм 26-8 выделен из природной популяции водорослей О. Ю. Сенцовой, хранится в коллекции ИФР (Москва).

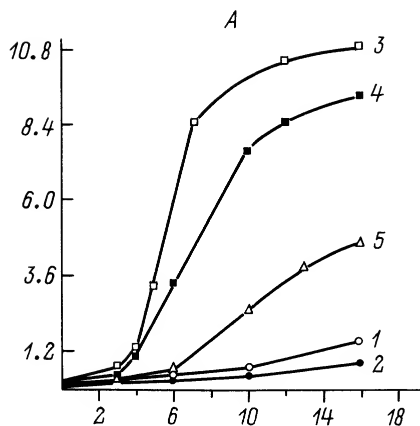
Примечание. Вид *G. daedala* отличается от других видов *Galdieria* причудливой формой хлоропласта, очертания которого не повторяются в разных клетках. С увеличением размеров клеток у *C. daedala* происходит разделение хлоропласта на доли и образование нескольких хлоропластов, общий рисунок которых на поверхности клеток имеет вид тонкого узора. По размерам клеток вид сходен с *G. partita*. В отличие от *G. partita* и *G. maxima* для *G. daedala* характерно образование 16 автоспор. Отличительной особенностью вида является образование выпуклостей на поверхности клеток с автоспорами. Оболочка материнской клетки растягивается по форме автоспор, следуя за их очертаниями, тогда как у двух других видов материнская клетка сохраняет сферическую форму.

Сравнительная характеристика культуральных и физиолого-биохимических признаков исследованных штаммов *Galdieria*

Культуральные признаки. На минеральной агаризованной среде штаммы всех видов образовывали мелкие колонии, которые становились заметны спустя 3—4 недели после посева. На агаризованной среде с глюкозой колонии росли значительно быстрее и достигали крупных размеров. При росте на свету колонии имели яркую сине-зеленую или зеленую окраску, при росте в темноте — бледно-зеленую. У всех штаммов колонии имели конусовидную или полусферическую форму, гладкую блестящую поверхность, ровный край, по консистенции были мягкими, пастообразными.

Характер роста в периодической культуре. В автотрофных условиях (жидкая среда) типовые штаммы *G. partita* и *G. daedala* росли с одинаковой скоростью, *G. maxima* — существенно медленнее. Добавление глюкозы приводило к стимуляции роста всех штаммов на свету и обеспечивало их рост в темноте. Типовой штамм *G. maxima* отличался и в этих условиях более низкой скоростью роста (рис. 2, *А*).

В литературе имеются указания на то, что лимонная кислота не используется штаммами *Galdieria* (=*Cyanidium caldarium* форма В, Громов и др., 1979). Проверка отношения исследуемых штаммов к этому субстрату показала, что у типовых штаммов *G. partita, G. maxima* и *G. daedala* он не обеспечивает рост в темноте и стимулирует в небольшой степени рост на свету. В случае *G. partita* штамм Аллен при наличии лимонной кислоты в среде рост в темноте наблюдался после длительной задержки (около 14 суток), рост на свету носил двухстадийный характер (рис. 2, *Б*). При втором пассаже кинетики роста на свету и в темноте становились сходными между собой и с кинетикой роста на среде с глюкозой, отличаясь от нее более низким урожаем клеток. Таким образом, у *G. partita* штамм



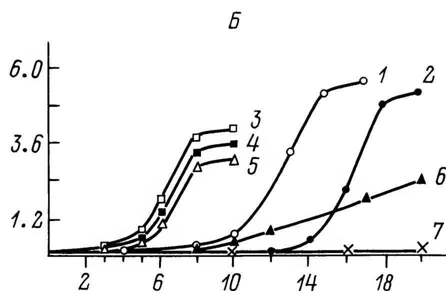


Рис. 2. Рост штаммов *Galdieria* в автотрофных, миксотрофных и гетеротрофных условиях.

А — минеральная среда, свет: *1* — *G. partita* штаммы 10-6 и Аллен и *G. daedala* штамм 26-8; *2* — *G. maxima* штамм 24-8. Среда с глюкозой, свет или темнота: *3* — *G. partita* штамм 10-6 и штамм Аллен; *4* — *G. daedala* штамм 26-8; *5* — *G. maxima* штамм 24-8. *Б* — среда с лимонной кислотой. *G. partita* штамм Аллен: *1* — 1-й пассаж на свету; *2* — 1-й пассаж в темноте; *3* — 2-й пассаж на свету или в темноте. *G. partita* штамм Аллен, клон cit^+: *4* — рост на свету; *5* — рост в темноте. *G. partita* штамм Аллен, клон cit^-: *6* — 1—3-й пассажи на свету, *7* — инкубация в темноте. По оси ординат — плотность клеток, $\cdot 10^8$ кл/мл, по оси абсцисс — время, сут.

Аллен была обнаружена способность к росту за счет лимонной кислоты в качестве единственного источника углерода и энергии. Путем рассева на плотной среде и выделения клонов из этого штамма были получены штаммы со свойствами cit^- и cit^+, причем к первым относились все выборочно взятые колонии из посевов исходного штамма, выращенных на минеральной среде, тогда как ко вторым — все проверенные колонии из посевов, выращенных на среде с лимонной кислотой. Клоны не изменялись по этим свойствам после ряда пассажей на минеральной среде в случае клонов cit^+ и на среде с лимонной кислотой в случае клонов cit^-. По морфологии и содержанию пигментов клоны двух типов не отличались от исходного штамма. Из полученных данных следует, что данный штамм гетерогенен по признаку использования лимонной кислоты, причем клетки cit^- преобладают в культуре, выращенной автотрофно, а клетки cit^+ — в культуре, выращенной на среде с лимонной кислотой. Можно предположить, что причиной различия между клетками двух типов было присутствие в клетках cit^+ плазмиды деградации, несущей гены утилизации лимонной кислоты.

ТАБЛИЦА 2

Содержание фотосинтетических пигментов в клетках трех видов *Galdieria* в зависимости от условий выращивания

Объект	Пигмент	Условия выращивания					
		автотрофные		миксотрофные		гетеротрофные	
		D	%	*D*	%	*D*	%
G. partita штамм 10-6	Хлорофилл *a*	0.55	100	0.32	58.5	0.14	25.4
	C-фикоцианин	0.56	100	0.31	55.3	0.13	23.2
G. partita штамм Аллен	Хлорофилл *a*	0.60	100	0.28	46.6	0.12	20.0
	C-фикоцианин	0.65	100	0.27	41.5	0.13	20.0
G. maxima штамм 24-8	Хлорофилл *a*	0.50	100	—	—	0.20	40.0
	C-фикоцианин	0.51	100	—	—	0.18	35.2
G. daedala штамм 26-8	Хлорофилл *a*	0.37	100	—	—	0.17	45.7
	C-фикоцианин	0.36	100	—	—	0.18	50.0

Примечание. В таблице приведены средние значения по результатам 3—5 опытов, относительная ошибка в пределах 6—12 %. Значения оптической плотности (*D*) приведены в пересчете на плотность клеточной суспензии 60×10^6 кл/мл. Знак «—» означает, что измерений не проводили.

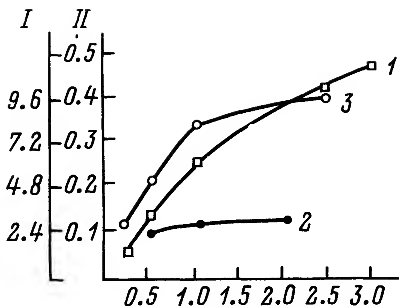


Рис. 3. Содержание хлорофилла и численность клеток в стационарной фазе в зависимости от концентрации аммония в среде у *G. partita* штамм Аллен при росте на среде с глюкозой.

Содержание хлорофилла: *1* — на свету, *2* — в темноте. Численность клеток: *3* — на свету или в темноте. По осям ординат: *I* — плотность клеток, $\cdot 10^8$ кл/мл; *II* — содержание хлорофилла в клетках, единицы оптической плотности в пересчете на плотность клеточной суспензии $60 \cdot 10^6$ кл/мл, по оси абсцисс — концентрация $(NH_4)_2SO_4$, г/л.

Пигментная характеристика. Спектры поглощения целых клеток совпадали у штаммов всех трех видов по числу и расположению максимумов и минимумов и не отличались от ранее опубликованных спектров *Cyanidiophyceae* (Сенцова и др., 1988). По количеству хлорофилла *a* и фикоцианина при автотрофном росте наблюдалось сходство между типовыми штаммами *G. partita* и *G. maxima*. Типовой штамм *G. daedala* отличался от них более низким содержанием пигментов (табл. 2). Следует отметить, что содержание пигментов возросло у *G. partita* штамм 10-6 за 2 года поддержания в лаборатории, что можно видеть при сравнении приведенных данных с ранее опубликованными (Сенцова и др., 1988, прежнее название штамма *G. sulfuraria* — К-1). При выращивании культур гетеротрофно в темноте у штаммов всех трех видов наблюдалось снижение количества пигментов (табл. 2). Степень этого снижения составляла специфическую особенность каждого штамма. В миксотрофных условиях содержание пигментов снижалось менее значительно, чем в темноте. Количество пигментов при миксотрофном росте определялось соотношением $C:N$ в среде, при гетеротрофном росте оно имело характер более независимого признака (рис. 3).

На основании проведенного исследования можно заключить, что к роду *Galdieria* Merola относятся разнообразные по морфологии и другим признакам водоросли. В данной работе идентифицированы три новых вида водорослей, обитающих на Дальнем Востоке и в Сев. Америке. За решающие видовые признаки при выделении новых видов были приняты размеры клеток, форма и число хлоропластов, особенности образования и освобождения автоспор. Вместе с этими видами в роде *Galdieria* насчитывается к настоящему времени 4 вида. Для всех видов рода характерна ацидотермофилия. Постоянство таких экологических признаков внутри рода представляет собой достаточно редкое среди водорослей явление. Единственный пример облигатной термофилии как признака, характерного для рода в целом, можно найти у синезеленых водорослей — род *Mastigocladus* (Голлербах и др., 1953; Castenholz, 1981). По приспособленности к кислым условиям среды выделяются лишь отдельные виды в составе родов, например некоторые виды *Chlorella*, способные расти при высокой кислотности, но не обитающие исключительно в такой среде (Kessler, 1965; Андреева, 1975). Водоросли *Galdieria* демонстрируют, таким образом, уникальную константность облигатной ацидофилии и термофилии внутри рода.

Большой интерес для изучения истории и разработки систематики *Cyanidiophyceae* представляют вопросы их географического распространения и разнообразия видов в отдельных местообитаниях. По этому поводу известно пока, что вид *G. sulfuraria* обитает на Апеннинском п-ове (Merola et al., 1981), виды *G. maxima* и *G. daedala* — на о-ве Кунашир Большой Курильской гряды, где они сосуществуют в смешанных популяциях, вид *G. partita* обнаружен на двух континентах — в Азии (Дальний Восток) и в Сев. Америке. Изучение природных популяций *Cyanidiophyceae* с целью выяснения их видового состава требует, как это видно из опыта работы с данными объектами, применения не только методов микроскопии, но и микробиологических методов высева на плотные среды и анализа клонов. Отдельные виды этих водорослей трудно выявить в природной

пробе из-за морфологического сходства клеток разных видов на определенных стадиях цикла развития и из-за того, что виды *Galdieria* могут быть минорными компонентами смешанных популяций *Cyanidiophyceae* (Сенцова и др., 1988).

Автор приносит глубокую благодарность С. Н. Горячеву за сбор материала на о-ве Кунашир, В. М. Андреевой за ценные замечания по таксономии и номенклатуре и М. Г. Пименову за составление латинских описаний и диагнозов таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. М. Род *Chlorella*. Л.: Наука, 1975. 88 с. — *Герасименко Л. М., Пушева М. А., Горюнова С. В.* Цикл развития и ультратонкое строение *Cyanidium caldarium* // Микробиология. 1972. Т. 41, вып. 2. С. 324—326. — *Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И.* Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Сов. наука, 1953. 651 с. — *Громов Б. В., Авилов И. А., Андреев Л. В.* и др. Ацидофильная водоросль *Cyanidium caldarium* из термальных источников Дальнего Востока // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1979. № 10. С. 78—82. — *Сенцова О. Ю., Кравцова Т. Р., Гусев М. В.* Физиолого-биохимические особенности ацидотермофильных водорослей *Cyanidium caldarium* и *Galdieria sulfuraria* и их рост при совместном культивировании в фотоавтотрофных, миксотрофных и гетеротрофных условиях // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 3. С. 516—525. — *Allen M. B.* Studies with *Cyanidium caldarium*, a anomalously pigmented chlorophyte // Arch. Mikrobiol. 1959. Vol. 32. P. 270—277. — *Brock T. D.* Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. New York: Springer—Verlag, 1978. 465 p. — *Castenholz R. W.* Isolation and cultivation of thermophilic cyanobacteria // The Procariotes. Handbook of Habitats, isolation and identification of bacteria. Berlin; Heidelberg; New York: Springer—Verlag. 1981. Vol. 1. Ch. 11. P. 236—246. — *De Luca P., Moretti A., Musacchio A., Taddei R.* Il primo reperto di *Cyanidium caldarium* e due distinte forme di quest 'alga // Delpinoa. 1972—1973. Vol. 12—13. P. 3—12. — *Kessler E.* Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. 1. Säureresistenz als taxonomisches Merkmal // Arch. Mikrobiol. 1965. Vol. 52. P. 291—296. — *Merola A., De Luca P., Musacchio A.* et al. Revision of *Cyanidium caldarium*: 3 species of acidophilic algae // Giorn. Bot. Ital. 1981. Vol. 115, N 4—5. P. 189—196. — *Nagashima H., Fukuda I.* Morphological properties of *Cyanidium caldarium* and related alga in Japan // Jap. J. Phycol. 1981. Vol. 29. P. 237—242. — *Nagashima H., Kuroiwa T., Fukuda I.* Chloroplast nucleoids in a unicellular hot spring alga *Cyanidium caldarium* and related algae // Experentia. 1984. Vol. 40, № 6. P. 563—564.

Московский государственный университет. Получено 9 VIII 1989.

УДК 581.4 : 582.252

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

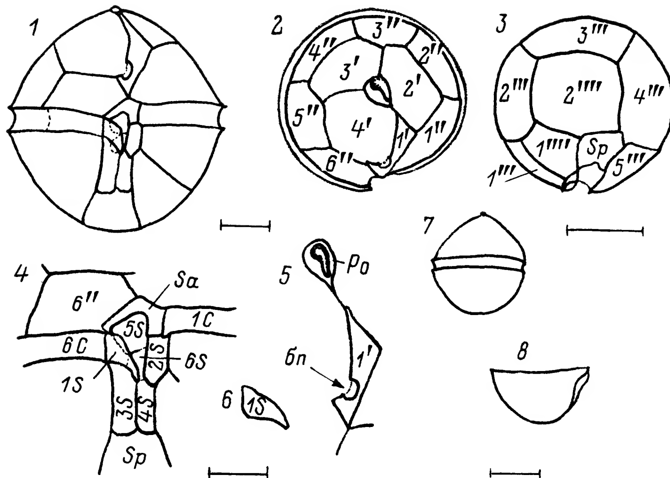
Г. В. Коновалова

МОРФОЛОГИЯ *ALEXANDRIUM OSTENFELDII* (*DINOPHYTA*) ИЗ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

G. V. KONOVALOVA. THE MORPHOLOGY OF *ALEXANDRIUM OSTENFELDII* (*DINOPHYTA*) FROM LITTORAL WATERS OF EASTERN KAMCHATKA

Приведены морфологическое описание и некоторые данные по экологии динофлагелляты *Alexandrium ostenfeldii* из Авачинской губы и Кроноцкого залива.

Несмотря на то что вид *A. ostenfeldii* (Pauls.) Balech et Tangen, наиболее известный под названием *Goniodoma ostenfeldii* Pauls., встречается практически во всех северных и дальневосточных морях СССР, а также в Черном море, его детальное описание в отечественной литературе отсутствует. Изображение *G. ostenfeldii*, приведенное И. А. Киселевым (1950 : 257) по рисунку О. Па-



Alexandrium ostenfeldii.

1 — очертание и строение клетки с брюшной стороны, *2* — вид сверху (строение эпитеки), *3* — вид снизу (строение гипотеки), *4* — строение борозды, *5* — вид и характер сочленения пластинок: *Po* — *1′* и положение брюшной поры (*бп*), *6* — вид правой передней бороздковой пластинки *1S*, *7* — вид клетки сзади, *8* — вид гипотеки сбоку. Шкала: *1* — 10 мкм; *2, 3* — 20 мкм; *4, 5, 6* — 5 мкм; *7, 8* — 25 мкм.

ulsen, неточно,[1] схематично, в нем практически не отображены главные признаки, необходимые при идентификации этого вида.

Данной работой мы продолжаем морфологическое описание представителей рода *Alexandrium* Halim (вызывающих «красные приливы», нередко токсичные, у восточных берегов Камчатки), правильное определение которых имеет большое практическое значение (Коновалова, 1989).

Материалом исследования служили пробы фитопланктона, полученные при круглогодичной планктонной съемке в Авачинской губе с ноября 1987 по декабрь 1988 г., а также отдельные пробы из Кроноцкого залива в июне 1988 г. Материал обрабатывался при помощи светового микроскопа (СМ). Методика исследования описана нами ранее (Коновалова, 1989).

Alexandrium ostenfeldii (Pauls.) Balech et Tangen 1985, Sarsia, 70 : 339, 341. — *Goniodoma ostenfeldii* Pauls. 1904, Medd. Komm. Havunders., Ser. Plankt. I, 1 : 21. — *Gonyaulax tamarensis* Lebour var. *globosa* Braarud, 1945, Avh. Norske Vidensk. Akad., Math-Naturv. Kl., 1944, 11 : 12—14. — *Protogonyaulax globosa* (Braarud) Taylor, 1979, «Toxic Dinofl. blooms» : 52. — *Gessnerium ostenfeldii* (Pauls.) Loeblich III et Loeblich, 1979, «Toxic Dinofl. blooms» : 44. — *Protogonyaulax ostenfeldii* (Pauls.) Fraga et Sanchez, 1985, «Toxic Dinofl.» : 52 (см. рисунок).

Клетки одиночные, относительно крупные, шаровидные, 44—54 мкм в диам. (см. рисунок, *1, 7*). Наиболее часто встречаются клетки 48—54 мкм в диам., очень редко — клетки, у которых длина несколько превышает ширину, например 49×48 мкм. Эпитека равна гипотеке, от ширококонической до выпукло-конической. Поясок экваториальный, мелкий, нисходящий (влево завитой), края отстоят друг от друга на ширину пояска или меньше, поясковая кайма практически отсутствует или слабо выражена, но края пояска приподняты. Гипотека полушаровидная, сбоку несколько вдавлена в месте нахождения борозды (см. рисунок, *8*), вмятина в антапикальной области отсутствует. Борозда в 1.5—2 раза шире пояска, относительно мелкая, без крыловидных выростов по краям, располагается на гипотеке от пояска до антапикса (см. рисунок, *1*). Тека тонкая, прозрачная, гладкая, изредка наблюдаются мельчайшие поры в виде

[1] Рисунок эпитеки у Paulsen (1904 : 21; 1908 : 34) дан изнутри, зеркально. Эту погрешность перенесли в свои работы M. V. Lebour (1925 : 90) и J. Schiller (1937 : 441), использовав рисунок Paulsen при описании вида.

сыпи. Швы тонкие, еле заметные. Табулярная форма панциря *Po*, *4'*, *6''*, *6C*, *5'''*, *2''''*, *8S*[2] (см. рисунок, *2*, *4*). Приведем описание некоторых пластинок, являющихся более или менее специфическими у данного вида. Пластинка *Po* — от округленно-четырехугольной до каплевидной формы (см. рисунок, *2*, *5*). Апикальная пора в виде запятой. Первая апикальная пластинка (*1'*) весьма своеобразна. Она узкая, длинная, ее правый верхний угол вытянут в острие (см. рисунок, *1*, *2*, *5*). Верхняя и нижняя ее стороны прямые и обычно параллельны, левая боковая — прямая или слегка изогнута, а правая сторона всегда вогнута и как бы надломлена в месте расположения поры. Брюшная пора крупная, фасолевидная или С-образная, очень характерная для вида, располагается ниже середины правой стороны пластинки. Пластинка *1'* сочленяется с *Po* непосредственно или посредством нитевидного шва (см. рисунок, *1*, *5*). Шестиугольные щитки *2'* и *3'* примерно одинаковых размеров или *2'* немного крупнее. Пятиугольная пластинка *4'* обычно одинаковая в длину и ширину, ее нижняя часть, прилегающая к пластинке *6''*, более удлиненная, чем у близких видов этого рода. Предпоясковая пластинка *6''* более широкая, чем у родственных видов и значительно превосходит высоту (см. рисунок, *1*, *2*, *4*). Характерной для вида является также крупная пятиугольная антапикальная пластинка *2''''*. Она располагается почти в центре гипотеки и благодаря сочленению щитков *1''''* и *Sp* под тупым углом кажется четырехугольной. Бороздка[3] в целом мелкая, неравномерно-выемчатая на всем протяжении. Наиболее глубока она в верхней половине, в нижней же едва заметна (см. рисунок, *8*). Верхняя бороздковая пластинка *Sa* обычно низкая и длинная, в месте сочленения с *1'* образует прямоугольный выступ. Характерным для нее является всегда прямая и длинная правая верхняя сторона (см. рисунок, *1*, *4*). Выемка, образованная пластинкой *5S*, довольно большая (до 1/2 или более высоты *Sa*), что придает всей пластинке форму крюка с прямыми сторонами и заостренным концом. Своеобразна и верхняя правая бороздковая пластинка *1S* (см. рисунок, *4*, *6*). Она треугольной формы, низкая и длинная, левая нижняя часть ее заострена и опущена. Пластинка *Sp*, лежащая в антапикальной области клетки, ровная или слегка выпуклая, что характерно для вида. Остальные пластинки борозды — верхняя левая (*2S*), средние (*3S* и *4S*) и промежуточные (*5S* и *6S*) — существенно не отличаются от таковых других видов этого рода.

Balech и Tangen (1985) наблюдали разные стадии формирования шарообразных покоящихся спор у этого вида. Ядро и хлоропласты, а также их форма и расположение не отличаются оригинальностью среди других видов рода *Alexandrium*.

Вид неритический, бореально-арктический, распространен в прибрежных водах морей и океанов Северного полушария.

В СССР обитает в Балтийском, Белом, Баренцевом, Карском, Лаптевых, Чукотском, Беринговом, Охотском, Японском и Черном морях, а также у восточного побережья Камчатки (Усачев, 1935; Киселев, 1937, 1939, 1947, 1953, 1959а, б; Ширшов, 1937; Забелина, 1946; Гостиловская, 1949; Николаев, 1951, 1953; Иванов, 1965; Роухияйнен, 1966; Кольцова, Ильяш, 1982, и др.).

В Авачинской губе наблюдался с мая по октябрь при невысокой плотности популяции ($0.1-2.0 \times 10^3$ кл/л) совместно с *A. excavatum* (Braarud) Balech et Tanger на глубине 0—10 м при температуре воды от 5.0 до 15.6 °С. Небольшая вспышка (до 31×10^3 кл/л) была отмечена в конце июня 1988 г. на глубине 4 м при температуре 7.6 °С.

---

[2] Согласно E. Balech и K. Tangen (1985), бороздковых пластинок у этого вида 10. Ими обнаружены еще две очень маленькие веретеновидной формы пластинки, примыкающие к верхней правой бороздковой пластинке, которые нами не наблюдались.

[3] При описании бороздковых пластинок мы придерживались принятых нами (см. Коновалова, 1989) обозначений, тем более что названия их, предложенные Balech и Tanger (1985), не являются общепринятыми (за исключением *Sa* и *Sp*) не только для панцирных динофлагеллат вообще, но и для данного рода в частности (см., например, Fukuyo, 1985).

Таким образом, *A. ostenfeldii*, как видно из вышесказанного, имеет ряд четко очерченных признаков, которые позволяют его идентифицировать относительно легко и дифференцировать от других представителей рода *Alexandrium*. Исключение составляет, пожалуй, *A. peruvianum* (Balech et Mendiola) Balech, близкий вид (см. Balech, 1985 : 35), обнаруженный у берегов Перу. Однако и в водах дальневосточных морей, где обитает *A. excavatum*, при небольшом увеличении СМ и недостаточно тщательном анализе теки (беря за образец рисунок Paulsen) последний может быть принят за *A. ostenfeldii*, так как размеры их (хотя и в небольшом диапазоне) перекрываются, а форма крупных клеток *A. excavatum* нередко подобна таковым *A. ostenfeldii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гостиловская М. И. Фитопланктон Гридинской губы Белого моря // Работы Морской биол. станции Карело-Финского гос. ун-та. 1949. Вып. 1. С. 93—103. — *Забелина М. М.* Фитопланктон юго-западной части Карского моря // Тр. Арктич. н.-и. ин-та Главсевморпути. 1946. Т. 193. С. 45—73. — *Иванов А. И.* Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исслед. планктона Черного и Азовского морей. Киев : Наук. думка, 1965. С. 17—35. — *Киселев И. А.* Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей // Исслед. морей СССР. 1937. Вып. 25. С. 217—245. — *Киселев И. А.* Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель определяющего влияния р. Умбы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Вып. 8, № 18. С. 201—216. — *Киселев И. А.* Фитопланктон дальневосточных морей как показатель гидрологического режима // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1947. Вып. 1 (13). С. 187—212. — *Киселев И. А.* Панцирные жгутиконосцы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 279 с. — *Киселев И. А.* Периодичность планктонных водорослей одной из гаваней Японского моря // Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. С. 173—179. — *Киселев И. А.* Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1959а. Вып. 6. С. 58—77. — *Киселев И. А.* Состав фитопланктона морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1959б. Вып. 6. С. 162—172. — *Кольцова Т. И., Ильяш Л. В.* Распределение фитопланктона в прибрежье полуострова Таймыр в зависимости от гидрологических условий // Вод. ресурсы. 1982. № 4. С. 158—165. — *Коновалова Г. В.* Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1401—1409. — *Николаев И. И.* Арктический комплекс в фитопланктоне Балтийского моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1951. Т. 3. С. 194—203. — *Николаев И. И.* Фитопланктон Рижского залива // Тр. Латв. отд-ния ВНИРО. 1953. Вып. 1. С. 115—172. — *Роухияйнен М. И.* Качественный состав фитопланктона Баренцева моря // Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 11 (15). С. 3—23. — *Усачев П. И.* Состав и распределение фитопланктона Баренцева моря летом 1931 г. // Тр. Арктич. ин-та. 1935. Т. 21. С. 5—92. — *Ширшов П. П.* Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом // Тр. Всесоюз. арктич. ин-та. 1937. Т. 82. С. 47—111. — *Balech E.* The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the tamarensis group // Toxic dinoflagellates. Proc. 3rd Int. Conf. St. Andrews, June 8—12, 1985. New York et al., 1985. P. 33—38. — *Balech E., Tanger K.* Morphology and taxonomy of toxic species in the tamarensis group (*Dinophyceae*): *Alexandrium excavatum* (Braarud) comb. nov. and *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) comb. nov. // Sarsia. 1985. Vol. 70, N 4. P. 333—343. — *Fukuyo Y.* Morphology of *Protogonyaulax tamarense* (Lebour) Taylor and *Protogonyaulax catanella* (Whedon ad Kofoid) Taylor from Japanese coastal waters // Bull. Mar. Sci. 1985. Vol. 37, N 2. P. 529—597. — *Lebour M. V.* The dinoflagellates of the northern seas // Marin. Biol. Ass. U. K. Plymouth. 1925. 250 p. — *Paulsen O.* Plankton investigations in the waters round Iceland in 1903 // Medd. Kommiss. Havundersøg. Ser. Plankton. 1904. Bd 1, N 1. 40 p. — *Paulsen O. Peridiniales* // Nord. Plankton. 1908. N 18. 124 p. — *Schiller J. Dinoflagellata* (*Peridineae*) // Rabenhorst's Kryptogamen— Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Tl 2. Leipzig. 1937. 590 p.

Тихоокеанский океанологический институт АН СССР,
Камчатский отдел морской биотехнологии,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 20 II 1990.

УДК 581.162.4 : 5B2.572.42 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

О. А. Хведынич

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

O. A. KHVEDYNICH. THE FERTILIZATION IN *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Исследовано оплодотворение у подснежника (*Galanthus nivalis*). Установлено, что пыльцевые трубки растут до зародышевых мешков 35 ч. Как правило, они входят в зародышевый мешок, минуя синергиду, между его стенкой и клетками яйцевого аппарата, при этом пыльцевые трубки вскрываются в щели, где и изливают свое содержимое. Спермии из трубок выходят парами. В дальнейшем нормальное расхождение спермиев в женские клетки в основном нарушается, в результате чего один из спермиев вместо яйцеклетки или центральной клетки может попасть в синергиду. При прохождении пыльцевой трубки через синергиду, что бывает крайне редко, спермии нормально расходятся в яйцеклетку и центральную клетку. Обсуждается вопрос о роли синергид и взаимодействии спермиев и оплодотворяемых клеток.

Процесс оплодотворения у покрытосеменных растений изучен как морфологически (световая и электронная микроскопия), так и цитохимически довольно полно (Банникова и др., 1985). Тем не менее детальное исследование оплодотворения у ряда растений позволяет обнаружить некоторые его особенности. В данной работе описано оплодотворение у подснежника *Galanthus nivalis* L.

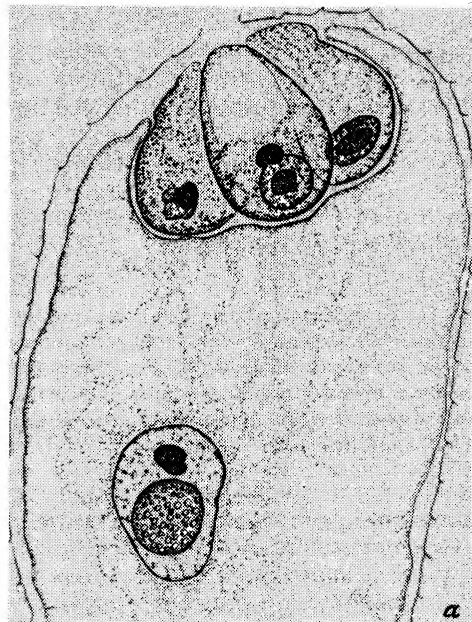
Материал и методика

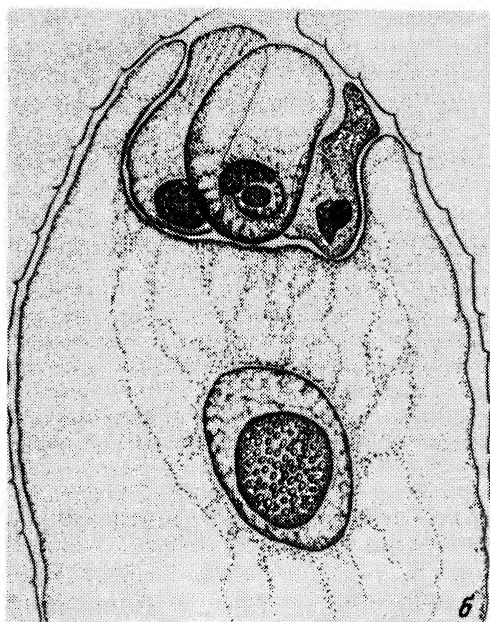
Завязи *Galanthus nivalis* L. фиксировали по Карнуа до опыления и после естественного и искусственного опыления. В последнем случае завязи фиксировали через 34—39 ч после опыления. Материал обрабатывался по известной цитологической методике. Препараты окрашивались по Фёльгену с подкраской светлым зеленым.

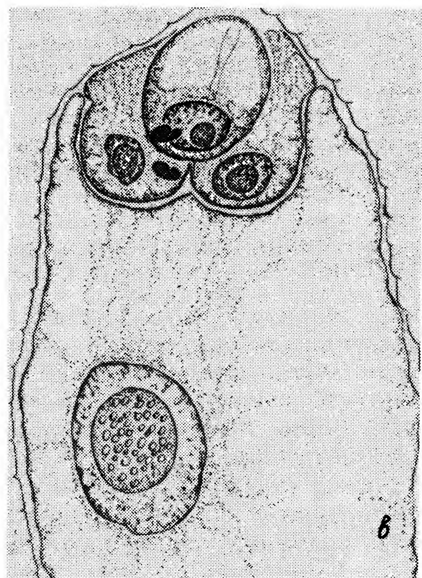
Результаты и обсуждение

Зрелый зародышевый мешок подснежника семиклеточный с крупной сильно вакуолизированной центральной клеткой и тремя дегенерирующими антиподами. Яйцевой аппарат трехклеточный. Апикальные концы всех клеток расположены почти на одном уровне и примыкают к верхней границе центральной клетки. Базальные концы подходят к клеткам интегумента. Яйцеклетка грушевидной формы, базальная часть ее занята крупной вакуолью. У синергид крупных вакуолей нет, базальный конец занимает хорошо развитый нитчатый аппарат. Ядра всех клеток яйцевого аппарата располагаются в апикальных концах, они дают интенсивную реакцию Фёльгена. Исследование этих ядер методом люминесцентного микроспектрального анализа (Хведынич, Сердюк, 1984) показало, что хроматин их слабо конденсирован. Ядро центральной клетки до опыления находится в тяже цитоплазмы около антипод, ядрышко его очень крупное, мелко вакуолизировано, хроматин диффузный, окрашивается по Фёльгену не интенсивно. После опыления ядро центральной клетки перемещается к яйцевому аппарату.

При изучении процесса оплодотворения было обнаружено, что пыльцевая трубка растет до зародышевого мешка 35 ч. Как правило, она входит в зародышевый мешок, минуя синергиду, между стенкой зародышевого мешка и клетками яйцевого аппарата, в результате чего обе синергиды сохраняются целыми. Довольно часто в зародышевый мешок входят две или три пыльцевые трубки, которые при этом также проходят мимо синергид. При вхождении пыльцевой трубки в синергиду, что происходит крайне редко, ее ядро разрушается, вегетативное ядро остается в синергиде (рис. 1, *а*).







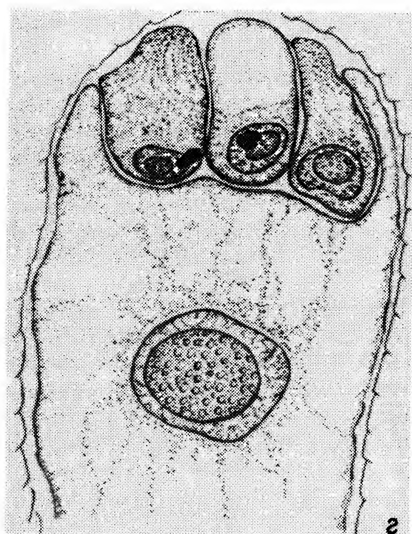


Рис. 1. Оплодотворение у подснежника.

а — спермии на ядрах яйцеклетки и центральной клетки; *б* — один спермий сливается с ядром яйцеклетки, второй — в дегенерирующей синергиде; *в*, *г* — спермии в яйцеклетке и синергиде.

Пыльцевые трубки, вошедшие в зародышевый мешок не через синергиду, вскрываются в области щели, где изливают свое содержимое. Спермии из трубок выходят парами, они имеют вид овальных тел с сильно конденсированным хроматином, дающим очень интенсивную реакцию Фёльгена. При контакте с ядрами женских клеток форма спермиев изменяется, концы их раскручиваются и выпрямляются, хроматин разрыхляется.

Попадание спермиев в зародышевый мешок еще не гарантирует нормальное оплодотворение. По-видимому, нормально оно происходит в основном тогда, когда

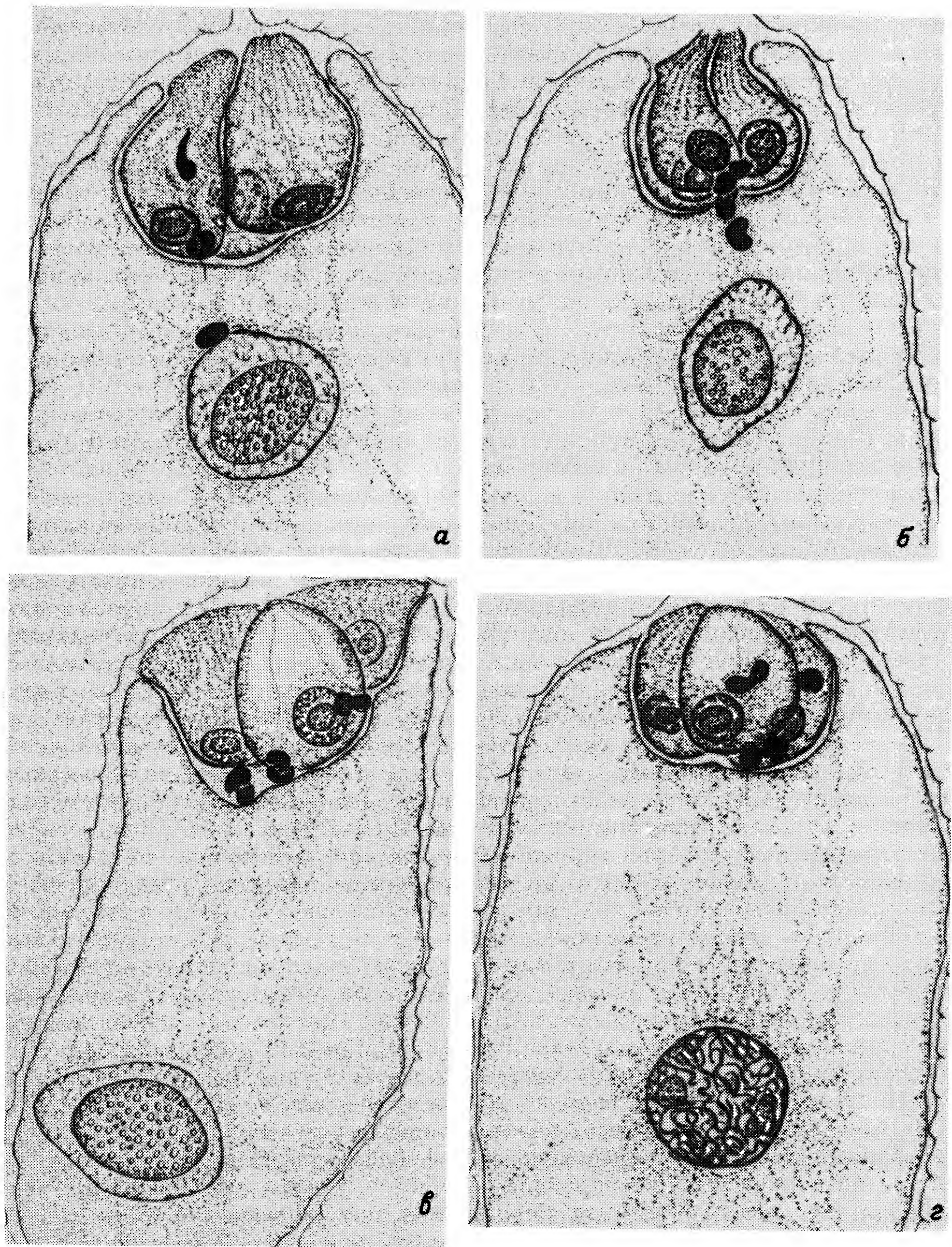


Рис. 2. Спермии в зародышевом мешке подснежника.

а — спермии на ядрах синергиды и центральной клетки; *б* — спермии в центральной клетке и пространстве между женскими клетками; *в* — спермии в яйцеклетке и пространстве между женскими клетками; *г* — спермии в яйцеклетке, синергиде и пространстве между женскими клетками.

пыльцевая трубка входит в синергиду, а спермии, пройдя через нее, расходятся в женские клетки (рис. 1, *а*), но и в этом случае могут быть нарушения в их расхождении, что приводит к одинарному оплодотворению яйцеклетки (рис. 1, *б*) или центральной клетки. Если же пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок не через синергиду, расхождение спермиев происходит не типично. Они

могут разойтись таким образом, что один из них попадает в яйцеклетку, а второй — вместо центральной клетки в синергиду (рис. 1, *в*). В дальнейшем оба спермия в этих клетках приходят в контакт с их ядрами (рис. 1, *г*). В других случаях один из спермиев может проникнуть в центральную клетку, а второй — вместо яйцеклетки в одну из синергид (рис. 2, *а*).

При вхождении в зародышевый мешок нескольких пыльцевых трубок расхождение спермиев, как правило, не происходит, они парами остаются в щели или проникают в яйцеклетку, центральную клетку и синергиду (рис. 2, *б*, *в*). Очень редко при таком способе вхождения пыльцевых трубок может произойти одинарное оплодотворение в основном центральной клетки, что приводит к делению ее ядра (рис. 2, *г*) и, возможно, образованию эндосперма.

Таким образом, результаты исследования показывают, что оплодотворение у подснежника сильно нарушено. Это обусловлено, вероятно, тем, что основной способ размножения этого вида вегетативный.

Обнаруженные нами картины нарушения оплодотворения позволяют обсудить вопрос о роли синергид в процессе оплодотворения, а также о взаимодействии клеток зародышевого мешка и спермиев.

Во многих работах показано, что существенную роль в оплодотворении у растений играют синергиды: они привлекают пыльцевые трубки к зародышевому мешку благодаря синтезу в них хемотропноактивных веществ, способствуют вскрытию пыльцевой трубки и обеспечивают попадание спермиев в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой. Вместе с тем имеется немало данных о том, что пыльцевые трубки могут входить в зародышевый мешок другими способами: между клетками яйцевого аппарата или между стенкой зародышевого мешка и яйцевым аппаратом, при этом они вскрываются в щели, и процесс оплодотворения проходит нормально. Так, показано (Altamura et al., 1982), что у *Olea europaea* пыльцевая трубка обычно проникает в зародышевый мешок между яйцеклеткой и синергидой, у *Adoxa moschatellina* (Плющ, Банникова, 1989) пыльцевые трубки при вхождении в зародышевый мешок также минуют синергиду. Процесс оплодотворения у сои *Glycine max* L. (Остапенко, 1986, неопубликованные данные) проходит нормально независимо от того, как проникает пыльцевая трубка в зародышевый мешок: через синергиду или минуя ее, в последнем случае обе синергиды сохраняются довольно долго и дегенерируют только после оплодотворения. Из ряда работ (Cass, 1981; Wilms, 1981; Плющ, 1982, и др.) известно, что одна из синергид, а иногда и обе, дегенерируют после опыления и это является обязательным для направленного роста пыльцевой трубки и вхождения ее именно в эту синергиду. Приведенные выше примеры позволяют не придавать столь большого значения ранней дегенерации синергид и абсолютной роли их в привлечении пыльцевых трубок.

Прохождение пыльцевой трубки через синергиду или мимо ее вероятнее всего определяется морфологией зародышевого мешка, в частности его микропилярного конца. Известно, что в зародышевых мешках многих растений базальные концы синергид выходят в микропиле (например, у скерды, табака и др.), тогда как у других растений (*Lilium, Peperomia* и др.) базальные концы синергид примыкают к микропиле. Поэтому в первом случае растущая пыльцевая трубка обязательно вступает в контакт с одной из синергид и, как правило, врастает в нее, тогда как во втором — контакт пыльцевой трубки с синергидой, а следовательно, и проникновение в нее может быть не обязательным. У исследуемого нами подснежника базальные концы синергид не выходят в микропиле, возможно, поэтому пыльцевые трубки чаще проходят мимо синергид и изливают свое содержимое непосредственно между женскими клетками. При этом, как было сказано выше, нормального расхождения спермиев в женские клетки не происходит. При прохождении пыльцевой трубки через синергиду спермии расходятся в эти клетки. Таким образом, на основании сказанного можно присоединиться к предположению о том, что синергиды необходимы для точного

проведения спермиев в место их расхождения к женским клеткам или, возможно, для какого-либо преобразования спермиев при прохождении их через синергиду. Вместе с тем нормально осуществляемое оплодотворение без участия синергид у ряда растений (Чеботарь, 1972; Czapik, 1976; Pullaich, 1979, и др.) не позволяет окончательно остановиться на этом выводе.

Для завершения процесса оплодотворения после попадания спермиев в пространство между женскими клетками существенно важным является точное расхождение их в яйцеклетку и центральную клетку. До настоящего времени не известны механизм и причины этого расхождения. Можно предположить, что одним из необходимых моментов для проникновения спермиев в оплодотворяемые клетки является контакт мембран спермиев и женских клеток. Для этого спермии должны входить в зародышевый мешок парами, и в пространстве между женскими клетками ориентироваться определенным образом относительно этих клеток (Герасимова-Навашина, Коробова, 1959), о чем свидетельствуют картины расположения ядер спермиев только что вошедших в яйцеклетку и центральную клетку у скерды, ячменя и махорки (Хведынич, 1972; Плющ, 1982), а именно симметричное положение их относительно плазмалемм оплодотворяемых клеток.

В настоящее время известно, что спермии в пыльцевых зернах и трубках действительно находятся в тесном контакте друг с другом (Russel, Cass, 1981; Wilms, Aelst van, 1983; Dumas et al., 1985; Wilms, 1985; Тарасенко, Банникова, 1986; Mogensen, 1986). В зародышевый мешок спермии, по-видимому, тоже выходят парами. Такие пары спермиев наблюдались, в частности, у тритикале (Ключарева, 1986). Спермии выходили из синергиды, имея собственную цитоплазму, и иногда порой попадали в ядро яйцеклетки, что подтверждает их ассоциацию друг с другом. Полученные нами данные по процессу оплодотворения у подснежника тоже являются доказательством того, что спермии одновременно выходят из пыльцевой трубки, поскольку мы наблюдали пары спермиев в различных частях яйцевого аппарата. Однако на последующих этапах процесс оплодотворения у подснежника нарушался в результате того, что не было точной ориентации спермиев относительно яйцеклетки и центральной клетки, и спермии расходились соответственно их местоположению: в синергиду и яйцеклетку или синергиду и центральную клетку, поскольку они контактировали с мембранами этих клеток.

Такие картины поведения спермиев в зародышевом мешке не согласуются с гипотезой Н. С. Беляевой (1977) о специфической притягивающей силе яйцеклетки. По-видимому, все клетки зародышевого мешка обладают одинаковой притягивающей силой, так как известны случаи оплодотворения синергид и антипод (Battaglia, 1955; Кравец, 1986). При этом, однако, можно предположить, что большую роль в попадании спермиев в синергиды играет яйцеклеткоподобное состояние этих клеток. Как показали наши данные (Хведынич, Сердюк, 1984), состояние хроматина ядер яйцеклетки и синергид подснежника сходно. Об этом же свидетельствуют данные электронно-микроскопических исследований этого вида (Gvaladze, 1983).

Попадание спермиев вместо яйцеклетки в синергиду обусловлено, вероятно, еще и морфологией зародышевого мешка: у подснежника все клетки яйцевого аппарата расположены на одном уровне и, по-видимому, таких картин расхождения спермиев нельзя наблюдать в тех зародышевых мешках, где яйцеклетки располагаются ниже синергид и клетки яйцевого аппарата более четко дифференцированы.

В заключение можно сказать, что своеобразное поведение спермиев в зародышевом мешке подснежника, являющееся по сути нарушением нормального оплодотворения, не исключает возможности аналогичного прохождения его у других видов растений, характеризующихся сходными особенностями морфологии и дифференциации зародышевых мешков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П. и др. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. 220 с. — *Беляева Н. С.* Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у покрытосеменных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1977. 35 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Коробова С. Н.* О роли синергид в процессе оплодотворения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64, вып. 5. С. 69—76. — *Ключарева М. В.* Двойное оплодотворение и диспермия у тритикале // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 142. С. 75—82. — *Кравец Е. А.* Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у представителей рода *Lilium* (Tourn): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1986. 24 с. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародкового мішка *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) у процесі запліднення // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 6. С. 30—36. — *Плющ Т. А., Банникова В. П.* Ультраструктура зародышевого мешка и оплодотворение *Adoxa moschatellina* (*Adoxaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 59—65. — *Тарасенко Л. В., Банникова В. П.* Ультраструктура триклітинного пилкового зерна тритикале // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 1. С. 71—73. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1972. — *Хведынич О. А., Сердюк Л. С.* Цитохимическое исследование зародышевого мешка подснежника // Морфо-функциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений. Материалы Всесоюз. симпоз. Телави, 1984. С. 64—65. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 384 с. — *Altamura B. M., Pasgua G., Mazzolani G.* Embryogenesis in *Olea europaea* L. // Ann. Bot. 1982. Vol. 40. P. 141—152. — *Battaglia E.* Unusual cytological features in the apomictic *Rudbeckia sullivantii* Boyntun et Beadle // Caryologia. 1955. P. 1—32. — *Cass D. D.* Structural relationships among central cell and egg apparatus cells of barley as related to transmission of male gametes // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50. P. 177—180. — *Czapik R.* Variability in the embryological cycle of *Adoxa moschatellina* L. // Acta Biol. Erac. Sci. Bot. 1976. Vol. 19. P. 3—14. — *Dumas C., Knox R. B., Gaude T.* The spatial association of the sperm cells and vegetative nucleus in the pollen grain of *Brassica* // Protoplasma. 1985. Vol. 124. P. 168—174. — *Gvaladze G. E.* Ultrastructural study of embryo sac of *Galanthus nivalis* L. // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava: VEDA, 1983. P. 203—205. — *Mogensen H. L.* Juxtaposition of the generative cell and vegetative nucleus in the mature pollen grain of *Amarillis* (*Hippeastrum*) // Protoplasma. 1986. Vol. 134. P. 67—72. — *Pullaich T.* Embryology of *Adenostamina, Elefantopus* and *Vernonia* (*Compositae*) // Bot. Notiser. 1979. Vol. 132. P. 51—56. — *Russel S. D., Cass D. D.* Ultrastructure of the sperms of *Plumbago zeylanica.* 1. Cytology and association with vegetative nucleus // Protoplasma. 1981. Vol. 107. P. 85—108. — *Wilms H. J.* Pollen tube growth through nucellus in to embryo sac of *Spinachia*: an ultrastructural investigation // Acta Soc. Bot. Pol. 1981. Vol. 50. P. 191—194. — *Wilms H. J.* Behaviour of spinach sperm cells in pollen tubes prior to fertilization // Sexual Reproduction in Seed Plants, Ferns and Mosses. Wageningen: PUDOC, 1985. P. 143—144. — *Wilms H. J., Aelst A. C. van.* Ultrastructure of spinach sperms cells in mature pollen // Fertilization and embryogenesis in ovulated Plants. Bratislava: VEDA, 1983. P. 105—112.

Институт клеточной биологии
и генетической инженерии АН УССР,
Киев.

Получено 5 II 1990.

УДК 582.4/9: (504.054+504.062.4) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

В. П. Бессонова, К. Б. Плюто

СОДЕРЖАНИЕ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ В ПОЧКАХ НЕКОТОРЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

V. P. BESSONOVA, K. B. PLYUTO. THE CONTENT OF PLASTID PIGMENTS IN THE BUDS OF SOME TREES AND SHRUBS UNDER CONDITIONS OF ENVIRONMENTAL POLLUTION

Исследовано влияние загрязнения среды на внутрипочечный рост побегов и содержание пластидных пигментов в почках. Установлено ингибирование процессов развития почек, что наиболее ярко выражено у *Aesculus hippocastanum* L. и *Syringa vulgaris* L., у которых наблюдается и наиболее существенное снижение пластидных пигментов. В почках *Ligustrum vulgare* L. увеличивается количество каротиноидов, что, вероятно, имеет адаптивное значение и коррелирует с меньшими изменениями в морфогенезе репродуктивных почек в сравнении с другими видами.

Озеленение промышленных предприятий является одной из важных биологических мер борьбы с промышленным загрязнением. Однако вредное действие фитотоксикантов приводит к нарушению физиолого-биохимических регуляторных систем и, как следствие, к изменению процессов роста и развития, преждевременному старению, а при достижении летального уровня — к отмиранию как отдельных органов, так и всего растения (Илькун, 1971; Кондратюк и др., 1980; Бессонова, Кононова, 1987). Успехи озеленения в значительной степени зависят от правильности подбора древесных и кустарниковых пород. В связи с этим изучение закономерностей роста деревьев и кустарников в условиях техногенеза, выяснение морфо-физиологических изменений, происходящих под влиянием неблагоприятных факторов, является весьма актуальным.

Особый интерес представляет исследование внутрипочечного роста древесных и кустарниковых растений в техногенных условиях произрастания, так как степень дифференциации почек во многом определяет последующую фазу их роста. Изучению внутрипочечного роста побегов посвящены работы Ф. М. Купермана (1968), Б. П. Астаурова (1975), однако в условиях загрязнения среды этот вопрос практически не исследовался. Недостаточно исследованы и физиологические процессы, имеющие место в зимующих почках. Известно, что существует прямая корреляция между зимостойкостью почек и содержанием хлорофилла и каротиноидов (Проценко, Сиренко, 1964; Борзаківська, 1965; Полищук и др., 1969). В связи с этим целью данной работы явилось изучение характера влияния загрязнения среды на внутрипочечный рост побегов и содержание пластидных пигментов в почках.

Методика исследований

Объектами исследования служили конский каштан обыкновенный *Aesculus hippocastanum* L., липа крупнолистная *Tilia platyphyllos* Scop., клен остролистный *Acer platanoides* L., клен ложноплатановый *A. pseudoplatanus* L. и сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L. Опытные растения произрастали на промплощадке предприятия черной металлургии и в санитарной зоне. Возраст деревьев — 25—30 лет, кустарников — 15 лет. Контрольные растения такого же возраста произрастали в чистой зоне. Аэрогенное загрязнение привело к накоплению в почве железа, марганца, цинка, меди, хрома, свинца и ряда других тяжелых металлов. В почве контрольного участка валовое содержание металлов в горизонте 0—20 в пересчете на абсолютно сухую массу составляет: железа — 3.50 %, марганца — 650 мг/кг, цинка — 47, меди — 18.3, хрома — 87, свинца — 18.5 мг/кг. В почве промплощадки количество этих металлов —

11.50 %, 1800 мг/кг, 122, 60.5, 261, 61 мг/кг, санитарной зоны — 7.50 %, 1400 мг/кг, 70.1, 53.0, 160, 40.3 мг/кг соответственно. В зоне промплощадки ПДК по пыли превышено в 14.3—4.1, по сернистому газу в 1.5—0.6, по окислам азота — в 1.4—0.5 раз; в санитарной зоне — в 7.0—1.4, 1.1—0.5 и 1.0—0.3 раза соответственно. Пыль представляет собой в основном аэрозоли тяжелых металлов (железа, марганца, хрома, цинка и т. д.).

Изучение дифференциации почек проводили ежемесячно методом, описанным А. А. Новиковой (1976). Отбирались верхушечные почки побегов продолжения в периферии кроны в ее средней части.

Содержание пластидных пигментов определяли в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре СФ-16. Расчеты проводили по формуле D. Wettstein (1957). Данные обработаны статистически (Вольф, 1966). Вычислялась ошибка средней арифметической. Существенность различий между средними контрольного и опытных вариантов оценивали с помощью критерия Стьюдента (t). Нулевая гипотеза отвергалась при $t_{факт} > t_{0.05}$. Повторность опытов четырехкратная.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследование влияния загрязнения среды на внутрипочечную фазу роста побегов показывает, что действие неблагоприятных факторов сказывается в первую очередь на дифференциации репродуктивного апекса. В условиях контроля заложение зачатков листьев у исследуемых видов происходит в июне. Зачаточное соцветие у *Acer platanoides* и *Syringa vulgaris* образуется в июле, у *Acer pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum* и *Ligustrum vulgare* — в августе.

Чем интенсивнее загрязнение среды промышленными ингредиентами, тем в большей степени задерживается появление новых метамеров на начальных этапах органогенеза. Данная закономерность более ярко проявляется у *Syringa vulgaris*, *Aesculus hippocastanum* и *Acer pseudoplatanus* и в меньшей степени выражена у *Acer platanoides* и *Ligustrum vulgare*. При вхождении в состояние глубокого покоя у растений сирени в условиях контроля цветки и соцветия в почках возобновления закладывались полностью, в условиях санитарной зоны развитие цветков и оси соцветия идет менее интенсивно, а в условиях промплощадки, где уровень загрязнения выше, либо закладываются примордии цветков, либо апикальная меристема не переходит от вегетативного состояния к репродуктивному. Хотя на всех пробных площадях у *Aesculus hippocastanum* и *Acer pseudoplatanus* в почках возобновления сформировались конусы нарастания цветоносных побегов и началась дифференциация цветков, число их резко падало с увеличением степени загрязнения среды.

У *Acer platanoides* и *Ligustrum vulgare* различия в степени развития апексов побега выражены значительно слабее. Вследствие этих различий в развитии конусы нарастания растений в зависимости от степени воздействия промышленных эмиссий входят в состояние глубокого покоя на III, либо IV этапе органогенеза. Кроме того, число почек, формирующих репродуктивные органы, сокращается, особенно у *Syringa vulgaris* и *Aesculus hippocastanum*. Так, у *Syringa vulgaris* число репродуктивных почек сокращается с 35 % в контроле до 11—22 % на пробных площадках, а у конского каштана — с 80 % до 55 %. Осуществление тщательного ухода за растениями несколько уменьшает эту разницу, но интенсивность цветения у опытных растений остается ниже, чем у контрольных.

В зимующих почках *Tilia platyphyllos* имеются зачатки листьев, в пазухах которых формируются меристема будущей цветковой почки и соцветия. Различий в степени дифференциации почек контрольных и опытных растений не было отмечено, так как формирование репродуктивных органов, на дифференциации которых в первую очередь сказывается действие загрязнения среды, происходит вне почек возобновления, на побегах текущего года.

ТАБЛИЦА 1

Динамика хлорофилла в почках древесных растений, мг/г сырой массы

Вид	Дата					
	20 X	21 XII	18 I	16 II	12 III	20 IV
			Контроль			
Aesculus hippocastanum	0.24±0.010	0.20±0.003	0.20±0.003	0.22±0.006	0.38±0.012	0.63±0.012
Tilia platyphyllos	0.42±0.009	0.37±0.010	0.36±0.004	0.38±0.014	0.47±0.010	0.81±0.020
Ligustrum vulgare	0.42±0.009	0.40±0.012	0.38±0.006	0.38±0.009	0.46±0.003	0.86±0.014
Syringa vulgaris	0.48±0.004	0.46±0.011	0.44±0.003	0.45±0.012	0.49±0.003	0.90±0.013
Acer platanoides	0.31±0.003	0.27±0.009	0.27±0.002	0.30±0.009	0.38±0.003	0.72±0.014
			Санитарная зона			
Aesculus hippocastanum	0.17±0.001	0.16±0.004	0.15±0.003	0.18±0.006	0.30±0.009	0.46±0.009
Tilia platyphyllos	0.31±0.003	0.29±0.006	0.20±0.010	0.29±0.007	0.45±0.006	0.66±0.022
Ligustrum vulgare	0.41±0.006 *	0.35±0.006 *	0.33±0.011	0.32±0.006	0.41±0.007	0.84±0.012 *
Syringa vulgaris	0.41±0.003	0.34±0.003	0.31±0.014	0.35±0.004	0.40±0.002	0.63±0.023
Acer platanoides	0.29±0.004	0.23±0.008	0.21±0.011	0.25±0.003	0.35±0.002	0.58±0.009
			Промплощадка			
Aesculus hippocastanum	0.14±0.006	0.13±0.009	0.13±0.004	0.15±0.004	0.27±0.008	0.39±0.011
Tilia platyphyllos	0.26±0.007	0.25±0.004	0.25±0.012	0.24±0.008	0.36±0.008	0.47±0.009
Ligustrum vulgare	0.39±0.004	0.32±0.003	0.29±0.003	0.28±0.006	0.42±0.006	0.76±0.006
Syringa vulgaris	0.35±0.004	0.30±0.003	0.27±0.021	0.28±0.007	0.37±0.007	0.50±0.020
Acer platanoides	0.26±0.003	0.21±0.004	0.18±0.013	0.20±0.004	0.31±0.002	0.42±0.011

* Различие между контролем и опытом статистически недостоверно.

ТАБЛИЦА 2

Динамика каротиноидов в почках древесных растений, мг/г сырой массы

Вид	Дата					
	20 X	21 XII	18 I	16 II	12 III	20 IV
Контроль						
Aesculus hippocastanum	0.082±0.003	0.125±0.003	0.120±0.002	0.110±0.006	0.120±0.009	0.172±0.004
Tilia platyphyllos	0.137±0.010	0.148±0.002	0.142±0.003	0.124±0.008	0.182±0.012	0.230±0.004
Ligustrum vulgare	0.150±0.003	0.190±0.002	0.181±0.005	0.143±0.011	0.149±0.016	0.256±0.005
Syringa vulgaris	0.148±0.007	0.160±0.004	0.154±0.003	0.140±0.009	0.183±0.002	0.274±0.018
Acer platanoides	0.210±0.006	0.242±0.008	0.233±0.011	0.230±0.020	0.231±0.006	0.246±0.011
Санитарная зона						
Aesculus hippocastanum	0.056±0.002	0.082±0.003	0.083±0.006	0.071±0.014	0.076±0.008	0.132±0.014
Tilia platyphyllos	0.097±0.004	0.119±0.004	0.122±0.007	0.092±0.008	0.136±0.003	0.192±0.002
Ligustrum vulgare	0.180±0.008	0.240±0.003	0.241±0.007	0.169±0.003	0.186±0.004	0.289±0.004
Syringa vulgaris	0.115±0.006	0.120±0.004	0.126±0.012	0.114±0.002	0.125±0.002	0.240±0.006
Acer platanoides	0.170±0.005	0.200±0.005	0.199±0.011	0.199±0.004	0.190±0.004	0.210±0.009
Промплощадка						
Aesculus hippocastanum	0.043±0.002	0.071±0.006	0.070±0.006	0.059±0.005	0.051±0.006	0.116±0.014
Tilia platyphyllos	0.080±0.004	0.099±0.007	0.098±0.008	0.073±0.004	0.110±0.012	0.172±0.021
Ligustrum vulgare	0.192±0.002	0.231±0.003	0.227±0.011	0.142±0.003	0.221±0.014	0.266±0.014
Syringa vulgaris	0.084±0.004	0.106±0.004	0.093±0.013	0.089±0.002	0.102±0.010	0.218±0.012
Acer platanoides	0.150±0.003	0.180±0.003	0.171±0.014	0.160±0.009	0.166±0.005	0.184±0.020

Показано, что содержание хлорофилла в почках опытных вариантов снижается, причем в условиях промплощадки по сравнению с санитарной зоной его уровень падает значительнее (табл. 1). Наиболее существенное уменьшение количества пигмента наблюдается в почках *Aesculus hippocastanum* и *Syringa vulgaris*. Так как пробы на всех участках, различающихся по степени загрязнения, отбирались параллельно, можно было бы предположить, что разница в накоплении пигментов является результатом сдвига динамики их накопления. Однако то, что аналогичная закономерность присуща и распускающимся, и сформированным листьям растений, произрастающих на промплощадке металлургического предприятия (Бессонова, Лыженко, 1984), свидетельствует в пользу непосредственного действия загрязнителей на пигменты.

Содержание каротиноидов в почках всех исследуемых видов в условиях промышленного предприятия по сравнению с контролем падает, за исключением *Ligustrum vulgare* (табл. 2), в почках которого количество желтых пигментов возрастает. Активация каротиногенеза является защитно-приспособительной функцией (Строганов и др., 1970; Сааков, Назарова, 1972).

Известно, что каротиноиды, являющиеся эффективными тушителями синглетного кислорода, обеспечивают стабиль-

ность мембран хлоропластов, выступая в качестве антиоксидантов (Абрамова, Оксигендлер, 1985).

Многие ингредиенты промышленных выбросов металлургического предприятия являются оксидантами. В частности, ряд тяжелых металлов, таких, как железо, свинец интенсифицирует процессы свободнорадикального окисления (Абрамова, Оксенгендлер, 1985). Увеличение свободных радикалов в клетке вызывает и марганец (Michaylov, 1977). В условиях же металлургического предприятия содержание тяжелых металлов в тканях по сравнению с контролем существенно увеличивается (Бессонова, Лыженко, 1988). SO_2 может вызвать повышение образования O_2^- и, следовательно, H_2O_2 (Alsher, 1985). А согласно R. K. Clayton (1961), каротиноиды подобно каталазе могут блокировать накопление перекиси, губительно действующей на клетки. Повышение уровня каротиноидов в почках *Ligustrum vulgare* в условиях загрязнения среды имеет, по-видимому, определенный биологический смысл. Этот вид по морфологическим показателям является наиболее толерантным к загрязнениям предприятий данного типа.

Как уже указывалось, существует связь между содержанием пигментов и зимостойкостью, поэтому снижение уровня пластидных пигментов может приводить к падению зимостойкости растений. А это является дополнительным фактором их ослабления и снижения толерантности по отношению к загрязнению среды.

Таким образом, у растений, произрастающих в зоне промышленных загрязнений, происходят изменения в развитии репродуктивных апексов побегов. Отмечается ингибирование процессов развития почек, что наиболее ярко выражено у *Aesculus hippocastanum* и *Syringa vulgaris*, у которых наблюдается наиболее существенное снижение пластидных пигментов в почках. В почках *Ligustrum vulgare* увеличивается количество каротиноидов, что, вероятно, имеет адаптивное значение и коррелирует с меньшими изменениями в морфогенезе репродуктивных почек в сравнении с другими изученными видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Ж. И., Оксенгендлер Г. И. Человек и противоокислительные вещества. Л.: Наука, 1985. 230 с. — *Астауров Б. П.* Биология развития растений. М.: Наука, 1985. 226 с. — *Бессонова В. П., Кононова И. И.* Древесные и кустарниковые растения в условиях металлургического предприятия // Днепропетровск. ДГУ, 1987. 15 с. Деп. в ВИНИТИ 27.05.87, № 3823-В87. — *Бессонова В. П., Лыженко И. И.* Изменение содержания пластидных пигментов и повреждаемость листьев некоторых древесных растений в условиях металлургического производства // Днепропетровск. ДГУ, 1984. 18 с. Деп. в ВИНИТИ 14.06.84, № 3917-84. ДСП. — *Бессонова В. П., Лыженко И. И.* Аккумуляция тяжелых металлов компонентами экосистем в индустриальных районах // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1988. С. 240—243. — *Борзаківська І. В.* Зміни пігментної системи кори деяких деревних рослин взимку // Укр. ботан. журн. 1965. Т. 22, № 1. С. 19—25. — *Вольф В. Г.* Статистическая обработка опытных данных. М.: Колос, 1966. 253 с. — *Илькун Г. М.* Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1971. 246 с. — *Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бакланов В. И.* и др. Промышленная ботаника. Киев: Наук. думка, 1980. 260 с. — *Куперман Ф. М.* Морфология растений. М.: Высш. шк., 1968. 420 с. — *Новикова А. А.* Рост и развитие почек у некоторых древесных растений. Минск: Наука и техника, 1976. 117 с. — *Проценко Д. Ф., Сиренко Л. А.* Особенности пигментных систем и фотосинтеза у различных по морозостойкости плодовых культур // Тр. 1-й респ. науч. конф. физиологов и биохимиков растений. Кишинев, 1964. 110 с. — *Новикова А. А.* Рост и развитие почек у некоторых древесных растений. Минск: Наука и техника, 1976. 117 с. — *Полищук Л. К., Диброва Л. С., Заболоцкая К. М., Лапик В. Ф.* Значение окислительно-восстановительных процессов в морозостойкости растений // Рост и устойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1969. С. 122—129. — *Сааков В. С., Назарова Г. Д.* Реакция пигментной системы эвглены в условиях искусственно созданной гетеротрофности // Докл. АН СССР. 1972. Т. 204,

№ 3. С. 744—747. — *Строганов В. П., Кабанов В. В., Шевякова Н. И.* и др. Структура и функции клеток растений при засолении. М.: Наука, 1970. 318 с. — *Alsher R.* Effects of SO_2 on light-modulated enzyme reaction. Gaseous air pollutants and plant metabolism. University of Oxford. Oxford. UK, 1985. P. 181—200. — *Clayton R. K.* Role of the H_2O_2 in photooxidative killing of bluegreen mutants of *Ph. speroides* // J. Bacteriol. 1961. Vol. 82, N 3. P. 314. — *Michaylov J.* Mn^{2+} ionic permeability and conductance properties of maize primary root epidermis // Z. Pflanzenphysiol. 1977. Vol. 91, N 3. P. 189—199. — *Wettstein D.* Chlorophyll-letal und der submicroscopiche Form-Wechsel der Plastiden // Exp. Cell. Res. 1957. Bd 12, N 3. S. 427—487.

Днепропетровский государственный университет. Получено 7 III 1990.

УДК 581.9(571.5)

А. М. Зарубин, О. В. Лесков, Н. А. Резяпкина

К ФЛОРЕ БАССЕЙНА РЕКИ ЛУКУНСКОЙ (ПРАВОБЕРЕЖЬЕ р. ХАТАНГИ)

A. M. ZARUBIN, O. V. LESKOV, N. A. REZYAPKINA. ON THE FLORA OF THE LUKUNSKAYA RIVER BASIN (THE RIGHT-BANK OF THE KHATANGA RIVER)

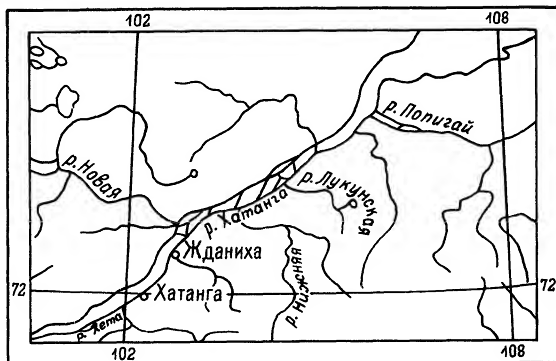
Приводится аннотированный список высших сосудистых растений бассейна р. Лукунской (приток р. Хатанги). Растения собраны на северном пределе лесной растительности. Список включает 152 вида.

Река Лукунская — правый приток р. Хатанги (см. рисунок). Здесь располагаются самые северные на земном шаре массивы лесной растительности (Крючков, 1972). Настоящая статья посвящена результатам флористического обследования левобережья бассейна р. Лукунской, входящего в пределы Лукунского заповедного участка Таймырского государственного заповедника. Обследование проведено в 1987 и 1988 гг. Площадь Лукунского заповедного участка составляет 9055 га. В литературе нет никаких сведений о флоре района исследования, наша работа по существу является первой, она имеет предварительный характер и не претендует на полноту выявления флористического состава.

Район исследования находится в пределах Северо-Сибирской низменности, которая в геологическом плане соответствует краевому мезозойскому Предтаймырскому прогибу — сложному тектоническому образованию из нескольких положительных и отрицательных структур (Вакар, Егизаров, 1965). Самыми крупными среди этих структур являются две впадины: Усть-Енисейская и Хатангская. Последняя включает в себя бассейн р. Лукунской.

В современной структуре Хатангской впадины выделяют три крупные котловины и разделяющие их валы и поднятия. В геоморфологическом отношении Хатангская впадина представляет собой пологоволнистую аккумулятивную морскую равнину с характерными холмисто-грядовыми формами рельефа ледникового происхождения. Гряды достигают абсолютной высоты 120—180 м и совпадают с местными водоразделами. Они имеют плоские и холмистые вершины, пологие или расчлененные эрозией склоны (Геоморфологическое. . ., 1947).

По данным В. В. Крючкова (1972), район исследования представляет собой сочетание двух доминантных и двух субдоминантных урочищ. Первое фоновое урочище—доминанта — это холмы и выпуклые междуречья, сложенные слоистым песчано-суглинистым материалом. Абсолютная высота холмов 25—40 м, относительная — 15—20 м. Второе фоновое урочище—доминанта — межхолмо-



Бассейн р. Хатанги.

вые понижения, сложенные супесчаным и суглинистым материалом. Субдоминантные урочища — это озерные котловины, а также вытянутые понижения, занятые временными и постоянными водотоками.

Характерной особенностью всех ландшафтов бассейна р. Лукунской является сильно выраженная морозная трещиноватость почвогрунтов.

На территории Лукунского заповедного участка представлены все основные типы растительного покрова, характерные для южного Таймыра: лиственничные редколесья и редины, нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые кустарниковые и осоковые, ивняковые и ерниковые тундры, валиково-полигональные болота. Наиболее характерным элементом растительности являются редколесья из *Larix gmelinii* — единственной древесной породы бассейна р. Лукунской.

Во флоре левобережья бассейна р. Лукунской отмечено 152 вида и подвида. Ниже приводится их список. Семейства располагаются по системе Энглера, а роды и виды в алфавитном порядке. Названия растений даны по С. К. Черепанову (1981), частично по «Арктической флоре СССР» (1961—1987).

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. Циркумполярная гипоарктическая раса бореального вида. Встречается повсеместно; предпочитает влажные участки.

E. palustre L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается в пойме р. Эльген-Саня на песчано-илистом наносе.

E. variegatum Schleicher ex Weber et Mohr. Циркумполярный арктоальпийский вид. Широко распространен в лиственничных рединах и редколесьях.

Huperzia selago (L.) Bernh ex Schrank et Mart. subsp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve. Евразиатско-американская арктическая раса бореального вида. Изредка встречается отдельными экземплярами на моховых, мохово-лишайниковых, мохово-разнотравных участках в лиственничных рединах и редколесьях.

Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. Восточносибирский гипоарктический вид. Образует редины и редколесья.

Alopecurus alpinus Smith. Циркумполярный арктический вид. Растет почти везде.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Циркумполярный арктический вид. Обычен по берегам озер и ручьев.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. Восточносибирский гипоарктический вид. Встречается по берегам рек.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. Циркумполярный арктический вид. Широко встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в зарослях ив и кустарниковых березок.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub. Сибирско-американский бореально-гипоарктический вид. Встречен на песчаном наносе в пойме р. Лукунской.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. Циркумполярный гольцово-арктический вид. Встречается по берегам речек на песчаных и песчано-галечных наносах, в ивняках, в лиственничных рединах, на луговинах.

F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. Циркумполярная арктическая раса бореального вида. Изредка встречается на песчаных береговых наносах.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. Циркумполярный арктоальпийский вид. Широко встречается в лиственничных редколесьях и рединах на песчаных и песчано-щебнистых участках.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на заиленных берегах рек, в зарослях ив, в лиственничных редколесьях.

P. arctica R. Br. Циркумполярный арктический вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, на луговинах, в зарослях кустарников.

P. pratensis L. Евразиатский бореальный вид. Изредка встречается на луговинах.

Trisetum molle (Michx.) Kunth. Восточносибирско-американский бореальный вид. Изредка встречается в составе луговин, в ивняках.

T. sibiricum Rupr. Восточноевропейско-сибирский бореально-арктический вид. Встречается на луговинах, в ивово-ерниковых зарослях, в лиственничных редколесьях.

Carex aquatilis Wahlb. Циркумполярный бореальный вид. Встречается по берегам озер.

C. arctisibirica (Jurtz.) Czer. Евразиатский гипоарктический вид. Встречается часто в лиственничных рединах и редколесьях.

C. chordorrhiza Ehrh. Циркумполярный бореальный вид. Встречается на мохово-осоковых и мохово-осоково-пушицевых болотах, в лиственничных редколесьях с хорошо развитым моховым покровом.

C. concolor R. Br. Циркумполярный арктический вид. Встречается по берегам рек и озер.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. Восточноевропейско-сибирско-американский арктоальпийский вид. Изредка встречается в лиственничных рединах и редколесьях, ивово-ерниковых зарослях.

C. macrogyna Turcz. ex Steud. Сибирский альпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. Сибирский арктоальпийский вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в дриадово-лишайниковых тундрах, ивняково-ерниковых зарослях.

C. physocarpa G. Presl. Сибирский гипоарктоальпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях, по берегам озер.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith. Циркумполярный арктический вид. Встречается в поймах рек, на болотах.

C. redowskiana C. A. Mey. Сибирский бореальный вид. Изредка встречается в лиственничных редколесьях, ерниковых зарослях.

C. vaginata Tausch. Циркумполярный бореальный вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, на луговинах, по берегам озер.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. Почти циркумполярный гипоарктический вид. Встречен на берегу тундрового озера.

E. polystachyon L. Циркумполярный бореально-гипоарктический вид. Широко встречается на хорошо увлажненных местообитаниях по берегам озер, в поймах рек.

E. vaginatum L. Циркумполярный гипоарктический вид. Встречается по берегам озер и речек, на заболоченных участках в лиственничных редколесьях и рединах, ивово-ерниковых зарослях.

Juncus arcticus Willd. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на песчаных отмелях рек и озер.

J. biglumis L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается в ивняках по берегам речек.

J. castaneus Smith. Циркумполярный арктоальпийский вид. Собран на песчаном наносе в пойме р. Лукунской.

J. leucochlamys Ling. var. *borealis* Tolm. Сибирский арктический вид. Встречается на песчаных наносах в поймах рек.

Luzula confusa Lindb. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на песчаных пятнах в лиственничных редколесьях.

L. sibirica V. Krecz. Сибирский гипоарктический вид. Встречается в пойменных ивняках, лиственничных редколесьях.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Часто встречается на песчаных склонах, песчаных и песчано-щебнистых пятнах в лиственничных редколесьях, в зарослях кустарников.

Tofieldia coccinea Richards. Сибирско-американский арктоальпийский вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых пятнах в лиственничных редколесьях.

T. pusilla (Michx.) Pers. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка встречается на песчаных пятнах в лиственничных редколесьях.

Salix arctica Pall. Циркумполярный арктический вид. Широко встречается в лиственничных редколесьях.

S. boganidensis Trautv. Восточносибирский гипоарктический вид. Отмечен в пойме р. Эльген-Саня.

S. glauca L. Циркумполярный гипоарктический вид. Очень широко распространен в долине р. Лукунской, где встречается в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях ив по ложбинам, в поймах рек.

S. hastata L. Евразиатский гипоарктоальпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах.

S. polaris Wahlenb. Евразиатский арктоальпийский вид. Изредка встречается на щебнистых пятнах в лиственничных редколесьях.

S. reptans Rupr. Сибирский арктический вид. Встречается по берегам рек и озер, в лиственничных редколесьях и рединах.

S. reticulata L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка встречается на песчано-щебнистых пятнах в лиственничных редколесьях.

Betula exilis Sukacz. Сибирско-американский гипоарктоальпийский вид. Распространен в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях кустарников по берегам рек, образует ерниковые заросли.

Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar. Сибирский гипоарктический вид. Встречается в лиственничных редколесьях.

Oxyria digyna (L.) Hill. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается в ложбинах, где долго сохраняется снег.

Polygonum bistorta L. Евразиатский бореальный вид. Встречается на луговинах, в зарослях кустарников в поймах рек.

P. riparium Georgi. Сибирский гипоарктический вид. Встречается на песчаных наносах в пойме р. Лукунской.

P. viviparum L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Широко распространен в долине р. Лукунской, где встречается в лиственничных рединах и редколесьях, зарослях кустарников, на луговинах, обрывистых склонах.

Rumex arcticus Trautv. Сибирский арктический вид. Отмечен в зарослях кустарников в поймах рек, на луговинах.

R. graminifolius Lamb. Евразиатский арктический вид. Встречается на песчаных наносах в пойме р. Лукунской.

R. sibiricus Hult. Азиатский гипоарктический вид. Отмечен на песчаных наносах в пойме р. Лукунской.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. Сибирский арктический вид. Отмечен на песчаных наносах в пойме р. Эльген-Саня.

C. bialynickii Tolm. Сибирский арктический вид. Встречается на песчаных наносах в поймах рек.

C. maximum L. Сибирский гипоарктический вид. Встречается на песчаных обрывах.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на песчаных обрывах.

Lychnis samojedorum (Sambuk) Perf. Сибирский гипоарктический вид. Отмечен на песчаных обрывах.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. Сибирский арктоальпийский вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых участках в лиственничных рединах и редколесьях.

M. biflora (L.) Schinz et Thell. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на песчаных наносах по берегам рек и озер, в ложбинах близ снежников.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. Сибирский арктический вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых пятнах в лиственничных рединах и редколесьях.

M. verna (L.) Hiern. Евразиатский гипоарктоальпийский вид. Изредка встречается на песчаных пятнах в лиственничных редколесьях.

Silene paucifolia Ledeb. Сибирский гольцово-арктический вид. Отмечен на песчаном обрывистом берегу оз. Томмот.

Stellaria crassifolia Ehrh. Циркумполярный бореальный вид. Встречается на песчаных наносах в поймах рек.

S. longifolia Muehl. ex Willd. Евразиатский бореальный вид. Встречается в зарослях кустарников в поймах рек, на луговинах.

S. peduncularis Bunge. Евразиатский арктоальпийский вид. Отмечен в зарослях кустарников в пойме р. Эльген-Саня.

Caltha arctica R. Br. Сибирско-американский арктический вид. Встречается по берегам озер и рек.

Delphinium middendorffii Trautv. Сибирский гипоарктический вид. Отмечен на песчаном обрывистом берегу оз. Томмот и в пойме р. Эльген-Саня на песчаной бровке.

Ranunculus borealis Trautv. Евразиатский гипоарктический вид. Изредка встречается на луговинах.

R. lapponicus L. Циркумполярный гипоарктический вид. Встречается в зарослях кустарников, по сырым ложбинам.

R. monophyllus Ovcz. Евразиатский гипоарктический вид. Изредка встречается на луговинах, в зарослях пойменных кустарников.

R. nivalis L. Циркумполярный арктический вид. Встречается по ложбинам, где долго задерживается снег.

R. pygmeus Wahlenb. Циркумполярный арктический вид. Отмечен в сырых ложбинах близ снежников.

Trollius asiaticus L. Сибирский гипоарктический вид. Встречается в зарослях пойменных кустарников.

T. sibiricus Schipcz. Восточносибирский гипоарктический вид. Встречается в зарослях пойменных кустарников, на луговинах.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. Восточносибирская арктическая раса широко распространенного бореального вида. Отмечена на береговых обрывах.

Cardamine bellidifolia L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка встречается в ложбинах близ снежников.

C. pratensis L. Циркумполярный бореальный вид. Отмечен в зарослях пойменных кустарников, на луговинах.

Cardaminopsis umbrosa (Turcz.) Czer. Сибирский арктический вид. Встречается на песчаных обрывах.

Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. Циркумполярный арктический вид. Отмечен на песчаном обрыве к оз. Томмот.

Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz. Азиатско-американский гипоарктический вид. Встречается на обрывистых береговых склонах.

Draba glacialis Adams. Евразиатский арктический вид. Встречается на обрывистых склонах, луговинах.

D. hirta L. Циркумполярный гипоарктоальпийский вид. Отмечен на песчаном обрывистом берегу оз. Томмот.

D. pilosa DC. Сибирско-западноамериканский арктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях на песчано-щебнистых пятнах.

Eutrema edwardsii R. Br. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях пойменных кустарников, на песчаных обрывистых береговых склонах.

Neurolomа nudicaule (L.) DC. Азиатский арктоальпийский вид. Широко распространен в долине р. Лукунской, где встречается в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях пойменных кустарников, на луговинах, обрывистых береговых склонах.

Chrysosplenium alternifolium L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается по берегам озер, в ложбинах, на сырых луговинах.

Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries. Азиатско-американский арктический вид. Изредка встречается в зарослях кустарников, на луговинах, в ложбинах.

Parnassia palustris L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается в зарослях кустарников, по берегам озер, на луговинах, в поймах рек.

Saxifraga cernua L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на луговинах, в зарослях пойменных кустарников.

S. foliolosa R. Br. Циркумполярный арктоальпийский вид. Отмечен в мохово-лишайниковой тундре.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. Циркумполярный арктоальпийский вид. Широко распространен в долине р. Лукунской. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, в зарослях кустарников, на луговинах.

S. hirculus L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, на луговинах, в зарослях кустарников, по ложбинам.

S. nivalis L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Отмечен на нивальной луговине.

S. nelsoniana D. Don. Сибирско-западноамериканский преимущественно арктический вид. Широко распространена в долине р. Лукунской. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, в зарослях кустарников, на обрывах и луговинах.

S. oppositifolia L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Собран лишь однажды в дриадовой тундре.

S. spinulosa Adams. Сибирский арктоальпийский вид. Встречается на щебнистых участках в лиственничных редколесьях и рединах, на сухих мохово-лишайниковых тундрах, на береговых обрывах.

Comarum palustre L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается по берегам озер и речек, в зарослях ерника по лощинам.

Dryas punctata Juz. Евразиатский арктоальпийский вид. Широко распространен в лиственничных рединах и редколесьях, в дриадовых тундрах.

Potentilla gelida C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et Kamel. Азиатский арктоальпийский вид. Собран в ивово-ольховых зарослях.

P. stipularis L. Сибирский гипоарктический вид. Встречается в лиственничных редколесьях, на луговинах, в кустарниковых зарослях, на песчаных обрывах.

Rosa acicularis Lindl. Евразиатский бореальный вид. Собран в зарослях ольхи.

Rubus arcticus L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях кустарников, по берегам озер.

R. chamaemorus L. Циркумполярный гипоарктический вид. Встречается на сфагновых подушках, в ерниковых зарослях по лощинам, по берегам озер.

Sanguisorba officinalis L. Евразиатский бореальный вид. Встречается на луговинах, в зарослях кустарников.

Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk. Циркумполярный арктический вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых участках в лиственничных рединах и редколесьях, на песчаных наносах в поймах рек.

A. umbellatus Bunge. Сибирско-западноамериканский арктический вид. Встречается на береговых обрывах, луговинах, в лиственничных редколесьях.

Hedysarum arcticum B. Fedtsch. Евразиатский арктический вид. Встречается на береговых песчаных наносах, в зарослях пойменных кустарников.

Oxytropis taimyrensis (Jurtz.) A. et D. Löve. Среднесибирский арктический вид. Встречается на сухих песчаных и песчано-щебнистых пятнах в лиственничных рединах и редколесьях.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. Сибирский гипоарктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в дриадовых тундрах.

Epilobium palustre L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается по берегам озер, в заболоченных ивняках, на луговинах, в понижениях в лиственничных рединах и редколесьях.

Pachipleurum alpinum Ledeb. Азиатский арктоальпийский вид. Отмечен на песчаной гривке в пойме р. Лукунской.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. Сибирско-американский бореально-гипоарктический вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, зарослях кустарников.

Pyrola grandiflora Rad. Циркумполярный арктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях.

Andromeda polifolia L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается по заболоченным моховым западинам.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Циркумполярный гипоарктоальпийский вид. Широко встречается в лиственничных рединах и редколесьях.

Cassiope tetragona (L.) D. Don. Циркумполярный арктический вид. Широко распространен в бассейне р. Лукунской, где встречается в составе лиственничных редколесий и редин, в дриадовых и дриадово-кассиопеевых тундрах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. Сибирско-американский гипоарктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в моховых тундрах.

Vaccinium minus (Lodd.) Worosch. Циркумполярный гипоарктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в зарослях кустарников, в составе дриадовых и кассиопеево-дриадовых тундр.

V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange. Циркумполярная гипоарктическая раса бореального вида. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в зарослях кустарников, в различных типах тундр.

Androsace septentrionalis L. Циркумполярный бореальный вид. Встречается на обрывистых склонах, песчаных наносах в поймах рек.

Armeria scabra Pall. ex Schult. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский арктический вид. Встречается на обрывистых склонах, песчаных пятнах в лиственничных редколесьях и рединах.

Comastoma tenella Rottb. Евразиатско-западноамериканский арктоальпийский вид. Встречается по ложбинам близ снежников.

Polemonium boreale Adams. Евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Отмечен на песчаной гриве в пойме р. Лукунской.

P. campanulatum (Th. Fries.) Lindb. fil. Евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Встречается в зарослях кустарников, на луговинах.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge. Евразиатско-западноамериканский арктоальпийский вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых южных склонах в лиственничных редколесьях и рединах.

Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский вид. Отмечен на песчаных обрывистых склонах, луговинах, в зарослях кустарников.

Lagotis minor (Willd.) Schischk. Восточноевропейско-сибирско-американский арктоальпийский вид. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, в зарослях кустарников, на луговинах, береговых склонах.

Pedicularis adamsii Hult. Сибирский арктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в дриадовых и кассиопеево-дриадовых тундрах.

P. capitata Adams. Восточносибирский гипоарктический вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, на обрывистых склонах, в зарослях кустарников.

P. lapponica L. Циркумполярный гипоарктический вид. Встречается в зарослях кустарников.

P. oederi Vahl. Евразиатско-западноамериканский вид с арктоальпийским распространением. Встречается в лиственничных редколесьях и рединах, в зарослях кустарников, на луговинах.

P. sceptrum-carolinum L. Циркумполярный бореальный вид. Изредка встречается в лиственничных рединах и редколесьях, чаще — в зарослях кустарников и на луговинах.

P. sudetica Willd. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается на луговинах, в зарослях кустарников, в лиственничных редколесьях и рединах.

P. verticillata L. Европейско-западноамериканский арктоальпийский вид. Встречается в зарослях кустарников, на луговинах, береговых обрывах.

Valeriana capitata Pall. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский гипоарктоальпийский вид. Широко распространен в бассейне р. Лукунской. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в зарослях кустарников, на луговинах, в составе различных тундр.

Antennaria villifera Boriss. Евразиатский арктоальпийский вид. Собран на песчаной бровке в пойме р. Лукунской.

Arnica iljinii (Maquire) Iljin. Азиатский гипоарктический вид. Встречается на песчаных склонах южной экспозиции, на луговинах.

Artemisia furcata Bieb. Сибирско-американский арктоальпийский вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых пятнах в лиственничных рединах и редколесьях.

Erigeron eriocephalus J. Vahlin. Азиатско-американский арктический вид. Встречается на обрывистых береговых склонах, в лиственничных редколесьях и рединах.

Petasites frigidus (L.) Cass. Евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Встречается по ложбинам, на луговинах, в зарослях кустарников.

P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall. Сибирский арктоальпийский вид. Встречается в лиственничных рединах и редколесьях, в ложбинах близ снежников.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. Восточносибирский арктоальпийский вид. Встречается на песчаных и песчано-щебнистых участках в лиственничных редколесьях и рединах.

Senecio congestus (R. Br.) DC. Восточноевропейско-сибирско-американский арктический вид. Изредка встречается на луговинах, в зарослях кустарников.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. Восточноевропейско-азиатско-американский гипоарктический вид. Встречается на песчаных гривках в поймах рек, береговых обрывистых склонах.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. Евразиатский арктический вид. Встречается по лощинам, в местах, где долго задерживается снег.

T. ceratophorum (Ledeb.) DC. Сибирско-американский бореальный вид. Встречается на обрывистых береговых склонах.

Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. Циркумполярный гипоарктический вид. Обильно встречается на береговых обрывистых склонах, на песчаных наносах в поймах рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1961—1987. Т. 1—10. — *Вакар В. А., Егизаров В. Х.* Основные этапы геологической истории Таймыра и Северной земли // Тр. НИИГА. Л., 1965. Т. 145. С. 153—163. — *Геоморфологическое* районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с. — *Крючков В. В.* Самые северные на земном шаре лесные массивы на р. Лукунской в бассейне р. Хатанги // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 10. С. 1213—1220. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Иркутский государственный университет.

Получено 22 I 1990.

УДК 58 : 8

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

В. М. Марков

ЗАМЕЧАНИЯ О БОТАНИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЕ

V. M. MARKOV. SOME REMARKS ON BOTANIC NOMENCLATURE

Показано, что только на основе объективных закономерностей русского языка и его истории может, в частности, решаться вопрос о правомерности усечения финалей *-us* и *-um* в ботанических терминах латинского и греческого происхождений, а также вопрос о грамматическом роде образований на *-e*.

Поводом для написания данных заметок послужило содержание раздела «О русской микологической литературе» (ошибочно вместо «номенклатуре»), помещенного в недавно вышедшем справочнике «Грибы» (Киев, 1987), составленном известными микологами С. П. Вассером и И. А. Дудкой. В справочнике сказано: «Необходимость упорядочения русских названий таксонов различного ранга не вызывает сомнений... Большинство грибов, особенно низших, среди которых превалируют микроскопические, неизвестно широким кругам населения, не имеет народных и научных русских названий. Поэтому для них в научной и научно-популярной микологической литературе используются латинские названия, транслитерированные и транскрибированные кириллицей... Необходимо решить вопрос об окончаниях *-us*, *-um* при переводе (?) с латыни на русский язык родовых названии мужского и среднего рода. На наш взгляд, их необходимо отбрасывать (например, *Hygrophorus* — гигрофор), иначе нельзя (?) правильно назвать семейство (и порядок), типовым родом которого данный род является (семейство гигрофоровые, а не гигрофорусовые, порядок — гигрофоральные, а не гигрофорусальные)... Несомненно, из этого правила будут исключения, в частности для рода *Fucus* (производное от него название семейства фукусовые, а не фуковые).

При переводе (?) на русский язык родовых и видовых названий, имеющих греческое происхождение, необходимо учитывать, что они в большинстве своем среднего рода, например *Hygrocybe, Inocybe, Clitocybe*. Поэтому *Clitocybe gigantea* переводится как клитоцибе гигантское, *Hygrocybe coccineus* переводится как гигроцибе багряное и т. п. Вопрос разработки русской микологической

номенклатуры требует скорейшего решения совместными усилиями микологов и филологов» (с. 348).

Что касается общих установок, то здесь все правильно. Действительно, и в целях строгого упорядочения названий, и в целях расширенной популяризаторской работы совместные усилия ученых необходимы. Однако, насколько мы можем судить, филологи едва ли когда-нибудь смогут согласиться с теми конкретными предложениями, которые содержатся в приведенной цитате.

Прежде всего вызывает возражение возможность намеренного «выправления» (не решаемся сказать «уродования») латинских номинативов путем отбрасывания окончаний. К сожалению, этот странный способ приспособления латыни, вопреки достаточно давней научной традиции, уже нашел отражение в ряде микологических работ, что, естественно, привело ко множеству неясностей, сложностей и противоречий. Так, в указанном справочнике название рода *Panus* резонно передается как «панус», тогда как на той же странице название рода *Panellus* передается как «панел» (с. 250). В определителе Г. И. Сержаниной «Шляпочные грибы Белоруссии» (Минск, 1984) вместо «панус» находим «пан», а один и тот же род *Panellus* обозначается и как «пан мелкий» (*Panellus stypticus*), и как «панел» (*Panellus mitis*) (с. 49). У составителей справочника не поднимается рука на усечение таких названий, как антурус, клатрус, циатус и т. д. Г. И. Сержанина не решается «урезать» «суиллус», но тут же дает «ксероком» (с. 26) и т. д.

В популярном справочнике «Грибы СССР» (М., 1980), изданном под редакцией М. В. Горленко, латинские названия, используемые в качестве русских микологических названий, даются в соответствии с классической традицией (гиропорус, болетинус, болетус, тилопилус, лекцинум, лиофиллюм, плевротус и т. д.). Любопытно, что в аналогичном справочнике «Водоросли, лишайники и мохообразные СССР» (М., 1978), изданном под редакцией того же М. В. Горленко, усечение наименований мхов (не водорослей и лишайников!) встречается буквально на каждом шагу, тем более поражая читателей необычностью звучания, что в классических трудах по бриологии (см., например, Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова «Определитель листостебельных мхов СССР». Л., 1970) ничего подобного нет (ср. мний вместо привычного мниум, брий вместо бриум, дикран вместо дикранум, сфагн вместо сфагнум — см. любой словарь русского языка!) и т. д. Как видим, рекомендуемый способ «насильственного» приспосабливания латыни к нуждам русской биологической номенклатуры распространяется не только на грибы.

Показательно, что сами авторы, уверенно предлагающие отбрасывать номинативные окончания в латинских словах, дабы превратить их в соответствующие русские эквиваленты, не чужды известных сомнений: они, как мы видели, говорят о возможности исключений, не решаясь от латинского *Fucus* оставить лишь «фук» и т. д. В связи со сказанным остановимся на примере «гигрофор», которым оперируют составители справочника «Грибы». В отличие от прочих наименований это название (без -ус) нередко используется даже теми, кто не склонен следовать указанной рекомендации. Впрочем, известнейший миколог Л. Н. Васильева, добиваясь последовательности в терминологическом усвоении латинских названий, принимает в своей книге «Агариковые шляпочные грибы Приморского края» (Л., 1973) закономерную форму «гигрофорус». Однако форма «гигрофор» (в отличие от форм типа «пан» или «болет») ни в коей мере не может считаться необычной. Она используется, в частности, в упоминавшемся справочнике «Грибы СССР» при относительно последовательном сохранении других форм на -ус.

С лингвистической точки зрения своеобразная «исключительность» названия «гигрофор» разъясняется без труда: слово оказалось ассоциированным с целым рядом других образований на -фор: аэрофор, люминофор, светофор, семафор, электрофор, а также гименофор, карпофор, хроматофор, гематофор и

т. д. (см. «Словарь современного русского литературного языка». М.; Л., 1964. Т. 16. С. 1476). Таким образом, картина, наблюдаемая в данном случае, связана с одной из естественных закономерностей развития русского языка. Не подлежит сомнению, что именно на основе подобных закономерностей только и может рассматриваться самая возможность целенаправленного усечения общепринятых латинских названий.

Главный вопрос, который в данном случае возникает: зачем? Есть ли действительно какой-то существенный повод для отбрасывания окончаний *-um*, *-us* (не *-is*, *-es*!), ведущего к структурно-фонетическому расхождению русских и латинских образований? Ответ, предлагаемый в указанном справочнике «Грибы» (Киев, 1987), прост: оказывается окончание необходимо отбрасывать потому, что иначе нельзя правильно (!) назвать семейство или порядок (гигрофоральные, а не гигрофорусальные и т. д.). Нужно ли говорить, что подобные рассуждения лишены всякого лингвистического основания? Легко убедиться, что от слов на -ус, -ум прилагательные (в частности, с суффиксом -альн-ый) образуются без участия этих финалей, так что никакой необходимости в искажении исходной (номинативной) формы латинского слова у микологов нет. Сравнить: радиус—радиальный, глобус—глобальный, уникум—уникальный, минимум—минимальный, максимум—максимальный и т. д. К сказанному следует добавить, что уже давно в ботанических контекстах установилась четкая соотнесенность между латинским *-aceae* и русским -овые при обозначении семейств (например, *Sphagnaceae*—сфагновые при *Sphagnum*—сфагнум), так что и здесь никакие формальные нововведения, конечно же, не нужны.

То, что в русском языке в ряде случаев закрепились латинские заимствования без конечных -ум, -ус — факт общеизвестный. На протяжении длительного времени имело место взаимодействие на русской почве форм с финалями и без них, в результате чего устанавливалась современная общенародная норма. С одной стороны, формы типа катетус, кубус, каталогус и т. п. замещались формами без -ус (или -ум); с другой — широко распространенные еще в XVIII в. формы типа глоб, консилий, кон и т. п. окончательно уступали место образованиям типа глобус, консилиум, конус и пр.[1] Необходимо, однако, отметить следующее: одно дело давняя традиция в отношении имеющих сравнительно широкое хождение неспециализированных (или ограниченно специализированных) слов, а другое — сознательное терминологическое использование латыни в целях развития, упорядочения и уточнения микологической номенклатуры.

Сложнее решается вопрос об отнесении заимствованного названия к определенному грамматическому роду. Дело, конечно, не в том, к какому роду относится слово в языке-источнике греческом или латинском (ср., например, существительные с окончанием *-um*). Дело прежде всего в особенностях формы, которые, однако, могут вступать в противоречие с характером существующих в языке типовых отношений. Это касается, в частности, слов на *-e* типа *Inocybe*, на которые в приведенном выше рассуждении обращается особое внимание и которые рекомендуется использовать в качестве русских (и украинских) существительных среднего рода. Следовать этой рекомендации было бы практически очень трудно. Взяв для начала лишь формы на -цибе, мы легко убеждаемся в том, что они для большинства современных микологов (Васильева, Сержанина, Коваленко и др.) являются несомненными существительными женского рода, для других (Зерова, Гарибова) — мужского. Неудивительно, что при таком положении вещей сами составители справочника «Грибы» отступают от придуманного ими правила. Сравните *Hygrocybe nigrescens* — Гигроцибе чорніюче, но — *Inocybe geophylla* — Іноцибе звичайний. Не проще обстоит дело

[1] Подробнее об этом см. в книге Е. Э. Биржаковой, Л. А. Войновой, Л. Л. Кутиной «Очерки по исторической лексикологии русского языка XVIII века» (Л., 1972. С. 223 и след.).

и с другими образованиями на *-е*. Так, название «гименохете» понимается как существительное то мужского, то женского рода. Важно отметить, что среднего рода мы нигде не встречаем, а в последнем случае, несмотря на окончание *-е*, его не предлагают даже Вассер и Дудка.

В русском языке нет ни одного названия гриба, которое принадлежало бы среднему роду. Уже это создает предпосылки для того, чтобы, руководствуясь русским языковым чутьем, по возможности не нарушать традиционно сложившейся типовой характеристики определенного в семантическом (и функциональном) отношении ряда названий. Что касается родовой принадлежности образований на *-е*, то здесь преимущество женского рода, как кажется, несомненно. Главное заключается в том, что соответствующие наименования при обозначении видов выступают в сочетаниях с прилагательными, характеризующимися типичными флексиями женского рода (прежде всего это индоевропейская флексия *-а*), прекрасно известными каждому, кто так или иначе имеет дело с биологической терминологией. Все эти *gigantea, destricta, fastigata, lacera, rubiginosa, corrugata, arida* обозначают именно гигантская, оборванная, остроконечная, разорванная, ржавчинная, сморщенная, сухая, и на этот счет уже никаких сомнений не возникает. При этом, по-видимому, играет немалую роль и возможность ассоциаций с соответствующими русскими названиями грибов (волоконница, говорушка, рядовка и т. д.), а также с отдельными финалями в существительных женского рода вроде -ета, -ина и др. (ср., например, в справочнике «Грибы СССР» — гименохета и под.).

Удмуртский университет,
Ижевск.

Получено 23 IV 1990.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.26(571.63)

Ю. А. Микишин

НОВЫЙ ВИД *GYROSIGMA DISSIMILIS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

YU. A. MIKISHIN. A NEW SPECIES *GYROSIGMA DISSIMILIS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE QUATERNARY DEPOSITS IN THE SOUTH OF THE PRIMORYE TERRITORY

Приводится описание нового вида *Gyrosigma dissimilis*, отличающегося от остальных видов этого рода сильно расширенными, асимметричными концами створки.

***Gyrosigma dissimilis* Mick. sp. nov.** (fig. 1) — Valvae lineares sigmoideae ad apices late rotundatos asymmetricos secunde dilatatos sensim angustatae, (122.5) 130—215 (270) mkm longae, 17—24 mkm latae (fig. 1) Stziae transversales 15—17, longitudinales 20—22 pro 10 mkm. Raphe ex maxime parte excentrica. Nodulus centralis elongatus, terminales ad margines remoti (fig. 2, *a, в*). Area axilis anguste linearis, prope nodulum centralem subdilatata.

Typus: prov. Primorsk, 12 km ad meridiem a pago Chassan, in sedimentis quaternariis prof. 23—26 m. Species exstincta? 15 II 1987, raro, Yu. A. Mikishin. On sectione geophysicae Instituti Physico-technici scientifico-experimentalis (Universitas Orientis Extremi), Vladivostok, conservatur.

Affinitas. Species valde peculiaris, nulli speciei notae affinis.

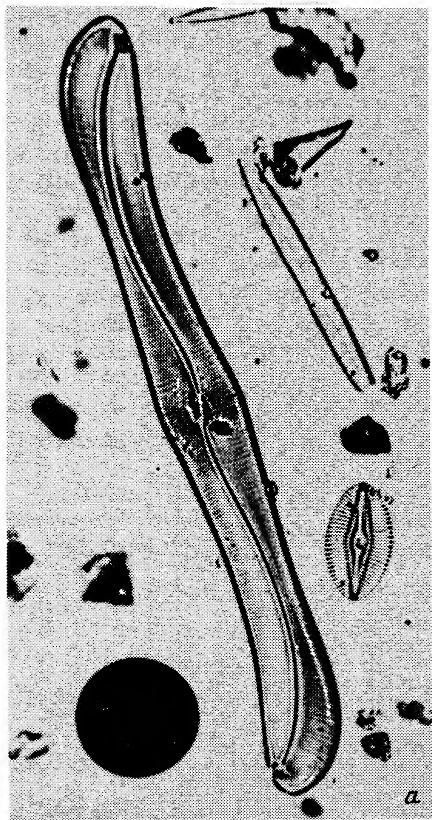
Створки линейные, S-образные, постепенно суживающиеся к широко закругленным, асимметричным, односторонне расширенным концам, длина (122.5) 130—215 (270) мкм, ширина 17—24 мкм (рис. 1). Поперечных штрихов 15—17, продольных 20—22 в 10 мкм. Шов на значительном протяжении створки эксцентрический. Центральный узелок имеет удлиненную форму; конечные узелки смещены к краю створки (рис. 2, *а, б*). Осевое поле узколинейное, возле центрального узелка слегка расширенное.

Тип: СССР, Приморский край, в 12 км к югу от пос. Хасан, четвертичные отложения, глубина 23—26 м, вымерший?, 15 II 1987, редко, Ю. А. Микишин. Хранится в отделе геофизики Научно-исследовательского физико-технического института при Дальневосточном госуниверситете (Владивосток).

Родство. Родственных связей с какими-либо видами рода *Gyrosigma* нам неизвестно.

Вид назван *Gyrosigma dissimilis* (Гиросигма непохожая), поскольку форма его створки непохожа на форму створок всех известных видов.

Данные измерений 182 створок показали, что почти половина их (45 %) имеет длину от 170 до 195 мкм, 13 % — от 130 до 150 мкм и 9 % — от 210 до 215 мкм. Ширина створок колеблется от 12.5 до 24 мкм. Более широкая центральная часть створки (пределы колебаний 17—24 мкм) почти всегда немного, на 1—3 мкм, шире концевой части (пределы колебаний 15—22 мкм). Находящаяся между ними промежуточная часть имеет минимальную ширину 12.5—18 мкм. Отношение длины створки к ширине составляет у мелких экземпляров 6.8—7.5 при длине 130—150 мкм и 9.6—12.0 у крупных форм при длине свыше 220 мкм.



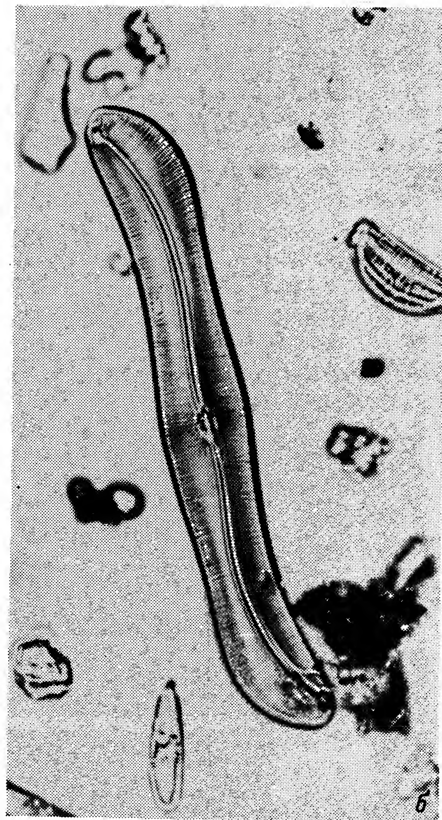
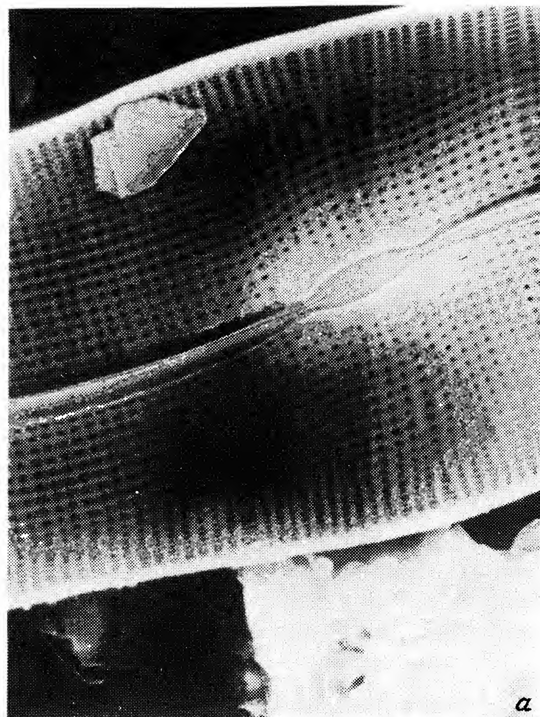


Рис. 1. Фо́рма створок *Gyrosigma dissimilis.*
а — крупные, *б* — мелкие экземпляры.

Исследование вида в СЭМ показало, что центральные бары развиты слабо, а среднее поле очень небольшое. По краю центральной части створки вклиниваются короткие (2—3 мкм) штрихи (рис. 2, *а*). Поперечные штрихи более выражены вдоль краев створки по всей ее длине. Продольные же штрихи сильнее развиты в средней зоне, охватывающей большую площадь створки. Фо́рма и размеры ареол, прони́зывающих створку, различны. В средней зоне они округлые и овально-округлые, размером 0.2—0.3 мкм (вблизи центрального узелка не более 0.1 мкм). В краевой зоне, шириной 2—3 мкм, они вытягиваются в продольном направлении, становясь почти прямоугольными (рис. 2, *а, б*). При этом длина ареол увеличивается от 0.4 до 0.6 мкм, а ширина уменьшается до 1—1.5 мкм. Вследствие этого различно и число ареол в поперечном штрихе: 20—22 в 10 мкм в средне́й зоне и 35—40 в краевой зоне.

Gyrosigma dissimilis обнаружена в супесчаных грунтах темно-серого цвета, слагающих низкую равнину Хасанского взморья вблизи от русла р. Туманной (Туманган). Встречаемость диатомеи в препаратах 18×18 мм, приготовленных из обогащенного в калиево-кадмиевой жидкости осадка, по шкале Вислоуха — «редко» (не более 16 экз.) и «единично». Диатомовая флора из этих отложений характеризует эстуарную обстановку осадконакопления. Резко преобладают пресноводные виды диатомей, относящиеся в основном к эпифитным и донным формам. Кроме них небольшую долю (оценки «редко» и «единично») составляют мезогалобы: *Gyrosigma distortum* var. *parkeri* Harr., *G. fasciola* Ehr., *Nitzschia punctata* var. *coarcata* Grun., *Caloneis permagna* (Bail.) Cl. и другие. Изредка отмечается также морская диатомея *Nitzschia granulata* Grun. Присутствие



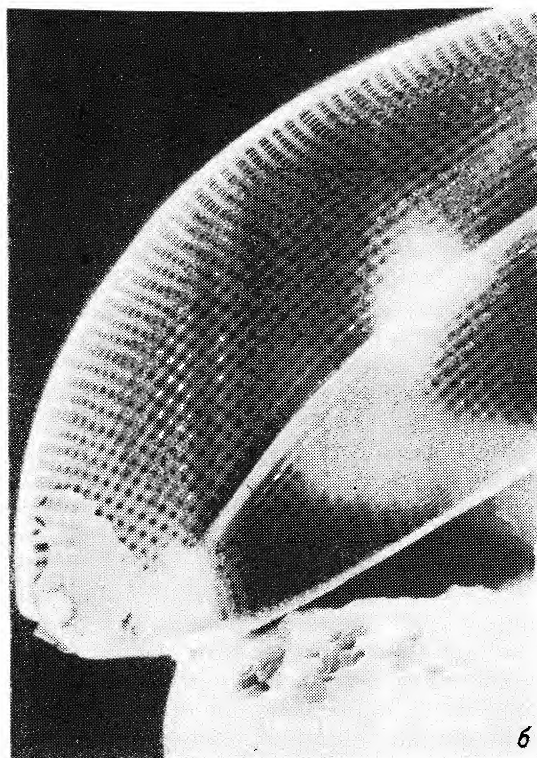


Рис. 2. Детали структуры створки *Gyrosigma dissimilis*.
а — центральная часть, ×3600; *б* — концевая часть, ×3600, СЭМ. Фото Г. К. Хурсеви

солоноватоводных и морских диатомовых водорослей свидетельствует о проникновении морских вод во время приливов в придонные слои древней реки, как это наблюдается и в настоящий момент в устьевых областях рек Приморского края. В смешанных комплексах, с долей мезогалобов 22—25 %, *Gyrosigma dissimilis* отмечалась М. В. Черепановой (устное сообщение) в нижнеголоценовых отложениях Амурского залива (интервал глубин скв. 3 — 16.65—39.10 м) и Е. И. Царько (устное сообщение) в четвертичных осадках сильно опресненных бухт и лагун других районов залива Петра Великого. Учитывая этот факт, можно предположить, что *Gyrosigma dissimilis* является мезогалобом, способным выносить резкие изменения солености воды.

Gyrosigma dissimilis найдена в отложениях, относящихся к верхнему плейстоцену, точнее, ко второй его теплой фазе, сопоставляемой с каргинским межледниковьем Сибири. На основе имеющегося материала невозможно уверенно считать вид *Gyrosigma dissimilis* вымершим. Необходимы исследования современной диатомовой флоры устьевых областей рек Южного Приморья, особенно реки Туманной.

Научно-исследовательский
физико-технический институт
при Дальневосточном госуниверситете,
Владивосток.

Получено 15 VII 1989.

УДК 561.5 : 551.79(476)

Т. В. Якубовская

РОД *ALDROVANDA* (*DROSERACEAE*) В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ БЕЛОРУССИИ

T. V. YAKUBOVSKAYA. THE GENUS *ALDROVANDA* (*DROSERACEAE*) IN PLEISTOCENE OF BYELORUSSIA

На территории Белоруссии род *Aldrovanda* известен по ископаемым семенам с олигоцена. В кайнозое Белоруссии выявлено 9 видов, в том числе 5 в отложениях четвертичной системы. Изучение карпологических остатков рода из плейстоцена с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволило уточнить диагнозы видов *A. dokturovskyi*, *A. borysthenica*, *A. vesiculosa*, а также описать 2 новых для науки таксона — *A. zussii* и *A. rugosa*. Предложена новая схема эволюционного развития рода. Показано, что предковыми формами для плейстоценовых альдрованд Белоруссии были виды *A. eleanorae* и *A. europaea* из плиоцена — представители секции *Aldrovanda*.

В Западной Европе род *Aldrovanda* L. известен по семенам с позднего эоцена (Chandler, 1961), в Белоруссии — со второй половины олигоцена (Дорофеев, Манықин, 1969; Якубовская, 1981). Самые древние кайнозойские семена из флоры Страдубки на юге БССР определены П. И. Дорофеевым как *A.* ex gr. *clavata* Dorof. и *Aldrovanda* sp. с мелкими, правильными, раздутыми семенами. В миоцене известны *A. clavata* Dorof., *A. nana* Dorof. и *A. eleanorae* P. Nikit., в плиоцене — последние 2 вида и недавно обнаруженный в коллекциях из разреза Холмеч вид *A. europaea* Negru (Якубовская, 1990). Для плейстоцена в опубликованных работах указываются 3 вида альдрованды — *A. dokturovskyi* Dorof., *A. borysthenica* Wieliczk. и *A. vesiculosa* L. (Дорофеев, 1963; Величкевич, 1982). В современной флоре монотипный род *Aldrovanda* представлен *A. vesiculosa* — голарктико-палеотропическим видом с разорванным ареалом (Meusel и др., 1965). В Белоруссии этот вид распространен в реках Припять, Мухавец, озерах Червоное, Ореховское на Полесье, Обстерно, Отолово и Освейское в Поозерье

в сообществах с рогозом, аиром, телорезом, жабником, осокой, сабельником и другими прибрежными растениями (Парфенов и др., 1987). Обитает в медленно текучих и стоячих мезотрофных и эвтрофных водах рек и озер, а также торфяных болот, бедных нитратами, фосфором и кальцием, сильно прогреваемых летом (до 30 °С). Семена образует редко, размножается верхушечными почками.

Развитие и строение семян *A. vesiculosa* изучали R. Caspary (1862), С. И. Коржинский (1887), F. Netolitzky (1926), E. J. H. Corner (1976), Э. С. Терехин (1985, 1986). Семена этого вида развиваются из анатропной, с двумя интегументами семяпочки. По новейшим представлениям Терехина (1986), изучавшего семена с соседней с БССР территории Украины, зрелое семя на медианном срезе имеет широкоовальную форму с выступающей микропилярной зоной и халазовым бугорком. Вблизи халазы заметен след проводящего пучка. Семенная кожура (СК) состоит из трех слоев. Два внешних слоя (наружный интегумент) образованы палисадоподобными, радиально вытянутыми клетками. Эпидермальный слой состоит из толстостенных углисто-черных клеток без четких границ, со спиралевидными структурами. Клетки субэпидермального слоя тонкостенные, с четкими границами, радиальные стенки их пронизаны множеством пор. Третий внутренний слой СК представляет собой гомогенный эндотелий, образованный облитерированными клетками внутреннего интегумента, он отделен от эндосперма слоем кутикулы.

Материал и методика

В настоящей статье приводятся результаты изучения с помощью СЭМ Jeol JSM-35C морфологии и анатомии СК видов *Aldrovanda*, известных в плейстоцене Белоруссии. Исследовались образцы из местонахождений Корчево — 3 экз., Николаево — 6, Нижнинский Ров — 19, Колодежный Ров — 12, Серебряный Ров (Ровец) — 3, Мотоль [1] — 6, Смоленский Брод — 1, Княжеводцы — 6 экз.

Измерения длины и ширины семян, высоты горлышка и халазового бугорка, толщины слоев СК выполнены с помощью микрометра на МБС-9, размеры ячеек и ямок на поверхности СК — по фотографиям СЭМ. Выяснено, что размеры семян по этим фотографиям на 5—7 % меньше, чем установлено с помощью микрометра. Использование двух способов измерения вызвано тем, что все существующие описания видов *Aldrovanda* сопровождаются морфометрическими показателями, полученными с помощью микрометра.

На табл. I и II изображены общий вид семян, участки поверхности СК в месте наибольшей ширины семян с типичной для каждого вида скульптурой, а на отдельных фрагментах — группы клеток с особым типом скульптуры, встречающимся у этого вида. Анатомическое строение СК показано на сколах.

Обсуждение результатов

В строении ископаемых семян всех видов *Aldrovanda* с территории Белоруссии имеется много общего и наблюдается большое сходство с СК современных семян *A. vesiculosa*. Ископаемые семена этого рода черные, блестящие, по форме близки к эллипсоиду, симметричные или слегка скошенные в сторону рафе. На апикальном участке развит халазовый бугорок, на базальном — хилюм и микропиле, располагающиеся на выпуклой крышечке-втулке, прикрывающей отверстие в кольцеобразном выросте эпидермы (горлышко). Рафе в виде сглаженного валика проходит от халазы к горлышку. У ископаемых семян чаще всего сохраняется два слоя СК (наружный интегумент), строение которых показано на примере *A. vesiculosa* из отложений последнего межледни-

---

[1] Автор выражает признательность Э. А. Крутоус за предоставленный для изучения материал из местонахождения Мотоль.

ковья в разрезе Княжеводцы (табл. II, *3—6*). Эпидермальный слой состоит из призматических клеток со значительным вторичным утолщением стенок. Спиралевидная структура механической ткани обусловливает фестончатость границ клеток. Внутренняя полость клеток вытянута, изменчивых очертаний. На поверхности семян торцы этих клеток имеют вид выпуклых, реже западающих, ячеек, на углах которых, в месте стыка трех соседних клеток, образуются ямки различной формы (табл. II, *4*). Такая сетчато-ямчатая скульптура (СЯС) поверхности семян является первичной. Субэпидерма ископаемых семян состоит из плотно сомкнутых, коричневых палисадоподобных клеток с полупрозрачными, блестящими непрочными оболочками, радиальные стенки которых имеют поры. Высота клеток субэпидермы, как правило, больше, чем клеток эпидермы. Слой эндотелия пленчатый, коричневый, с многоугольными ячейками на внутренней стороне, сохраняется очень редко.

У всех видов *Aldrovanda* из отложений плейстоцена Белоруссии встречаются вмятины на внешней поверхности СК, особенно часто у узких асимметричных семян. Вмятины эти образуются вследствие плотной упаковки семян в плодекоробочке. На поверхности семян разных видов наблюдаются участки со струйчато-сетчатой скульптурой (ССС), природа которой пока не выяснена (табл. I, *3—4, 6*; II, *7*). Определенная группа видов выделяется бугорчатой поверхностью (БП) семян, отражающей начало папиллообразования.

Ниже приводится описание видов семян *Aldrovanda* из плейстоцена Белоруссии.

Aldrovanda zussii T. V. Jakub. sp. nov.[2]

(табл. I, *2а—в*)

Диагноз. Семена крупные, эллипсоидные, симметричные, халазовый бугорок низкий, рафе незаметное, горлышко высокое, обособленное, ячейки поверхности слабовыпуклые, отдельные выдаются в виде папиллообразных бугорков.

Семена крупные, 1.4—1.5×1.1—1.15 мм, отношение длины к ширине равно 1.3, эллипсоидные, симметричные, раздутые, прямые. Халазовый бугорок приплюснут, высотой до 50 мкм, горлышко около 100 мкм, почти цилиндрическое, резко обособленное, угол перехода от горлышка к корпусу семени (КС) 140—148°. Высота клеток эпидермы 75 мкм, субэпидермы 100 мкм. СЯС поверхности образована слабовыпуклыми ячейками неправильной 5—7-угольной, преимущественно 6—угольной, формы диаметром 16—24 мкм и ямками треугольной и угловато-овальной формы диаметром 1.2—1.8 мкм. Контуры ячеек нечеткие, центры отдельных ячеек сильно выпячены в виде папиллообразных бугорков.

Голотип: семя, корчевский горизонт нижнего плейстоцена, карьер у д. Корчево Барановичского р-на Брестской обл. Институт геохимии и геофизики (ИГиГ) АН БССР, коллекция Я-12 (табл. I, *2*).

Среди семян неогеновых видов *Aldrovanda* Белоруссии новый вид по размерам и форме стоит рядом с *A. eleanorae*, а по скульптуре поверхности — к *A. europaea* (табл. I, *1а—в*). Последний вид, по мнению А. Негру (1979), произошел от *A. eleanorae* и отличается такой характерной особенностью СК, как «мелкие бородавочки» (Негру, 1986 : 110), т. е. бугорчатой поверхностью.

Материал. 4 семени из межледниковых отложений разреза Корчево, датированных по позднетираспольской фауне мелких млекопитающих как самое древнее межледниковье плейстоцена Белоруссии (Вознячук и др., 1978), 1 семя из скв. 7 у д. Романюки Новогрудского р-на.

---

[2] Название дано в честь белорусского исследователя плейстоцена М. Е. Зуся, открывшего местонахождение ископаемой флоры у д. Корчево.

Aldrovanda rugosa T. V. Jakub. sp. nov.

(табл. II, *7, 8 а, б*)

Aldrovanda cf. *vesiculosa* L. Якубовская, 1974 : 181, рис. 1, фиг. 8, 9.

Диагноз. Семена широкие, эллипсоидные, заостренные у халазы, симметричные, горлышко косо срезанное у основания, ячейки поверхности четко очерчены, выпукло-западающие, на поверхности СК участки ССС.

Семена 1.13—1.25×1.0—1.05 мм, отношение длины к ширине равно 1.2—1.4, эллипсоидные, симметричные, раздутые, с вмятинами и морщинами на боках. На апикальном конце заострены, халазовый бугорок невысокий, 25—50 мкм. Горлышко 50—100 мкм, в основании косо срезано, сочленяется с КС под углом 135—146° у типового экземпляра, до 136—167° у других. Рафе заметно вдоль всего семени, особенно выступает вблизи халазы. Ячейки поверхности преимущественно правильные, 6-угольные, сотовидные, четкие, 18.6—29.3 мкм, выпуклозападающие (таблетчатые), угловые ямки маленькие диаметром 0.7—2.7 мкм, нерегулярные. Небольшой участок поверхности каждого семени имеет ССС, сквозь которую «просвечивает» сотовидная ячеистость. Ячейки ССС вытянутые, 4—5-угольные, ориентированы на каждом семени по-разному, средний размер ячеек 67×28 мкм. Эти морщинистые участки СК не совмещаются, как правило, с вмятинами на боках.

Семенная кожура трехслойная: эпидерма 71—85 мкм, субэпидерма 85—100 мкм, эндотелиальный слой пленчатый, коричневый, с правильными 6-угольными ячейками. На участках ССС поверхности заметных изменений в строении слоев СК не наблюдается.

Голотип: семя, нижний плейстоцен, обнажение у д. Николаево на Немане, Ивьевский р-н Гродненской обл. ИГиГ АН БССР, коллекция Я-14 (табл. II, *7, 8*).

По форме семян вид *A. rugosa* можно относить к потомкам *A. eleanorae*, по характеру перфорации СК он близок к *A. europaea* и *A. zussii*, но по форме четких таблетчатых ячеек поверхности этот вид не имеет аналогов среди известных видов в позднем кайнозое Белоруссии.

Материал. 6 семян из раннеплейстоценовых отложений разреза Николаево и 1 семя из разреза Мотоль (ранний или средний плейстоцен).

Aldrovanda dokturovskyi Dorof. sp. nov.

(табл. I, *3а—в*; *4а—в*; *5а, б*)

Aldrovanda dokturovskyi Dorof., Дорофеев, 1963. Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1963. Т. 4: 146—148, табл. VIII, фиг. 15—18, рис. 42, фиг. 10—14, designat. typi omissa.

A. dokturovskyi Dorof. Махнач, Якубовская, 1975. Стратиграфия и палеогеография антропогена, 1975, табл. I, фиг. 15, 16.

Этот вид был описан П. И. Дорофеевым «по большому количеству семян из миндель-рисских отложений у д. Жидовщизна в Гродненской области» (Дорофеев, 1963 : 145). Так как у бывшей д. Жидовщизна известно два месторождения «миндель-рисских» пород в оврагах Колодежный и Серебряный (Ровец) и из обоих Дорофеев изучал ископаемую флору, то отсутствие точного указания на источник типовой коллекции внесло определенную путаницу в понимании вида *A. dokturovskyi*. Большинство палеокарпологов знакомо с коллекциями из обнажений Колодежного Рва, в котором семена *A. dokturovskyi* отличаются большей симметричностью, чем изображенные при первоописании вида. Но Дорофеев располагал коллекциями из Колодежного Рва (9 семян) и из Серебряного Рва, из его левого отвершка Ровец (89 семян), следовательно, тип вида происходит из Ровца. Изучение семян *Aldrovanda* из обоих местонахождений с помощью СЭМ позволило уточнить диагноз вида.

Д и а г н о з. Семена средней величины, узкие, эллипсоидные, асимметричные и симметричные, сплюснутые в меридиональной плоскости.

Семя из Ровца (табл. I, *3а—в*) имеет размеры 1.35×0.95×0.90 мм, оно эллипсоидное, узкое, симметричное, сплюснутое в плоскости, проходящей через длинную ось и рафе. На поверхности СК участки ССС. Отношение длины к ширине равно 1.4. Рафе едва заметно вблизи халазы. Халазовый бугорок высотой 50 мкм, выражен хорошо, горлышко невысокое, 75 мкм, сочленяется с КС под углами 150—157°. Ячейки поверхности маленькие, 15—18 мкм, слабовыпуклые, неправильной формы 5—8-угольные, преобладают 6-угольные. Угловые ямки невыдержанных размеров от 1.2 до 2.9 мкм, преимущественно 1.8—2.4 мкм, что обусловливает неравномерную перфорацию поверхности.

Другие семена из Ровца и Колодежного Рва соответствуют описанному голотипу. Размеры их 1.2—1.4×0.9—1.0×0.8—0.9 мм, по форме эллипсоидные и обратнояйцевидные, симметричные, реже асимметричные за счет смещения халазы в сторону рафе, узкие, нередко сплюснутые в плоскости длинной оси и рафе. Отношение длины к ширине равно 1.4. На боках некоторых экземпляров вмятины и участки ССС. Халазовый бугорок 50 мкм, хорошо выражен. Горлышко невысокое, 70—50 мкм, косо срезанное, сочленяется с КС под углами от 150—154° до 160—161°. Рафе выдается вблизи халазы. Ячейки поверхности слабовыпуклые или плоские, нечетко очерченные, 5—8-угольной, преимущественно 6-угольной, формы. Диаметр ячеек 15—18 мкм. Угловые ямки маленькие, 1.2—2.9 мкм, угловато-округлые, реже треугольные. Перфорация поверхности нерегулярная. Сохраняется два слоя СК — эпидерма 70 мкм и субэпидерма 90 мкм.

Г о л о т и п: семя, александрийский (миндель-рисский) горизонт среднего плейстоцена, обнажение в отвершке Ровец оврага Серебряный Ров на южной окраине Гродно. ИГиГ АН БССР, коллекция Я—13 (табл. I, *3*).

К *A. dokturovskyi* относится изученный экземпляр из Крукенич и часть семян из Нижнинского Рва.

По узкой, преимущественно симметричной форме семян, хорошей выраженности халазового бугорка и особенностям структуры поверхности семян *A. dokturovskyi* принадлежат к группе видов, произошедших от *A. europaea*.

М а т е р и а л. 3 семени из среднеплейстоценовых отложений александрийского межледниковья в овраге Серебряный Ров (отвершек Ровец) и более 100 семян из отложений того же возраста в овраге Колодежный Ров.

Aldrovanda borysthenica Wieliczk.

(табл. I, *6а—в*)

Aldrovanda borysthenica Wieliczk. Величкевич, 1982 : 194—195, табл. XXVI, фиг. 1—25, табл. XXVII, фиг. 1—5, голотип табл. XXVI, фиг. 4.

При изучении коллекции семян из отложений Нижнинского Рва обнаружилось три типа скульптуры СК *Aldrovanda*. Преобладает тип, характерный для *A. dokturovskyi*, несколько меньше семян со скульптурой, отдаленно приближающейся к *A. eleanorae* и *A. vesiculosa*. Семена такого строения и описываются ниже. Третий тип скульптуры обнаружен лишь у одного семени, поверхность которого напоминает виды миоцена из секции *Clavatae* Dorof. и описывается как *Aldrovanda* sp. 1 из Нижнинского Рва (табл. I, *7а, б*).

Д и а г н о з. Семена средней величины, раздутые, эллипсоидные, халазовый бугорок низкий, горлышко скошенное, рафе невысокое, едва заметно от халазы до горлышка.

Семя из типовой коллекции, предоставленное мне для изучения в СЭМ Ф. Ю. Величкевичем (табл. I, *6 а—в*), имеет размеры 1.3×1.0 мм, эллипсоидную, раздутую, симметричную форму. Отношение длины к ширине равно 1.3. Рафе не заметно. Халазовый бугорок невысокий, 25 мкм, приплюсну-

тый. Горлышко усеченно-коническое, скошенное, около 60 мкм, с КС сочленяется под углами 140—156°. Ячейки поверхности довольно крупные, от 16.2 до 23.7 мкм, плоские или слабовыпуклые, преимущественно изометричные, 5—8-угольные. Контуры ячеек нечеткие. Угловые ямки угловато-округлые, до треугольных, невыдержанных размеров от 1.0 до 5.0 мкм, преобладают средние и крупные в экваториальной части семени, ближе к халазе — мелкие. На поверхности СК кожуры вмятина и участок ССС с приплюснутыми гребнями.

Остальные изученные семена этого вида из разреза Нижнинский Ров, откуда происходит тип вида, имеют размеры 1.2—1.4×0.8—1.05 мм, они эллипсоидные, симметричные и асимметричные, многие с вмятинами на боках. Отношение длины к ширине равно 1.3—1.4. Халазовый бугорок низкий, 20—25 мкм, слегка смещен в сторону рафе, последнее мало заметно вдоль всего семени. Горлышко 50—100 мкм, усеченно-коническое, косо срезанное, углы сочленения с СК 132—168°. Ячейки поверхности выпуклые и плоские, с нечеткими контурами, неправильной 5—8-угольной формы, преобладают 5—7-угольные, размеры их 17—26 мкм. Угловые ямки угловато-округлые, 1.8—4.7 мкм, преимущественно 2.4—2.9 мкм. Перфорация поверхности регулярная и нерегулярная, встречаются участки ССС. Эпидерма 75 мкм, субэпидерма 100 мкм.

К *A. borysthenica* очень близок единственный изученный экземпляр из разреза Смоленский Брод.

Вид *A. borysthenica* имеет очень много общего с видом *A. dokturovskyi*, за который первоначально и принимался. Существуют значительные трудности при разделении этих видов, особенно в световом микроскопе. Различия между ними сводятся к следующему. У *A. dokturovskyi* по сравнению с *A. borysthenica*: 1) семена более узкие и часто сплюснуты в плоскости, проходящей через длинную ось и рафе; 2) ячейки поверхности и угловые ямки имеют меньший размер; 3) халазовый бугорок более высокий и хорошо выражен; 4) горлышко низкое и под меньшим углом соединяется с КС; 5) эпидерма и субэпидерма тоньше.

Проведенное сравнение свидетельствует о большей близости *A. dokturovskyi* к предковому виду *A. europaea*, что можно расценивать как доказательство большей древности вида *A. dokturovskyi* по отношению к *A. borysthenica*. Вместе с тем семена *A. borysthenica* имеют некоторые сходные черты с плиоценовыми видами *A. eleanorae* и *Aldrovanda* sp. из Дворца, а также с позднеплейстоценовой *A. vesiculosa*.

Aldrovanda vesiculosa L.

(табл. II, *2а—в, 3—6*)

Диагноз. Семена крупные, раздутые, эллипсоидные, симметричные, с невысоким приплюснутым халазовым бугорком.

Семена крупные, 1.32—1.40×0.95—1.10 мм, эллипсоидные, раздутые, симметричные, прямые. Отношение длины к ширине равно 1.3—1.5, преимущественно 1.3. На отдельных экземплярах на боках вмятины. Халазовый бугорок очень низкий, менее 20 мкм, сглаженный, горлышко 75—125 мкм, чаще 100 мкм, сочленяется с КС под углами 144—162°. Рафе тупое, мало заметное. Ячейки поверхности 18—24 мкм, выпуклые, 5—8-угольные, преимущественно 6-угольные, без четких границ. Угловые ямки крупные, треугольные и округло-угловатые, нередко соединены попарно, преобладающий размер их 2.3—3.5 мкм, перфорация поверхности весьма регулярная. Эпидерма 75 мкм, субэпидерма 100 мкм, иногда сохраняется пленчатый эндотелий. На поверхности одного из экземпляров описанной коллекции имеются участки с БП (табл. II, *2 в*), что характерно для видов *A. zussii* и *A. europaea*. По величине, раздутой симметричной форме, особенностям структуры поверхности СК *A. vesiculosa* ближе всего к неогеновой *A. eleanorae* (табл. II, *1*).

Материал. Несколько десятков семян из отложений последнего, муравинского межледниковья в разрезе Княжеводцы на Немане.

Aldrovanda sp. 1

(табл. I, *7 а, б*)

Семя 1.27×0.85 мм, узкое, эллипсоидное, слегка асимметричное вследствие смещения халазы и горлышка в сторону рафе. Халазовый бугорок низкий, приплюснутый. Горлышко скошенное, около 60—90 мкм, сочленяется с КС под углами 150—160°. Ячейки поверхности выпуклые, четкие, 6—7-угольные, вытянутые, размером 18—20×12—15 мкм. Похожая форма четко ограниченных, вытянутых ячеек свойственна миоценовым видам *A. clavata* и *A. nana* (табл. I, *8*). Возможно, что до среднего плейстоцена доживал потомок древней секции *Clavatae*.

Материал. Одно семя из разреза Нижнинский Ров.

Aldrovanda sp. 2

(табл. II, *9 а, б*)

Aldrovanda borysthenica Wieliczk. Крутоус Э. А., 1985 : 737.

Семена 1.3×1.1 мм, эллипсоидные, симметричные, раздутые, заостренные на верхушке, с узким, довольно высоким, почти цилиндрическим горлышком, скошенным в сторону рафе. Отношение длины к ширине равно 1.2. Халазовый бугорок невысокий, 20—25 мкм, но выразительный. Горлышко 50—100 мкм, угол сочленения с КС 140—150°. Ячейки поверхности выпуклые, 5—8-угольные, чаще 5—6-угольные. Угловые ямки от маленьких, округло-треугольных размером 1.2—2.4 мкм, до крупных, треугольных, соединенных попарно, 2.4—4.1 мкм. Перфорация поверхности одного экземпляра близка к *A. borysthenica*, на его СК наблюдается участок ССС, у двух других более сходна с *A. vesiculosa*, но размер ячеек меньше и выразительнее халазовый бугорок. СК измерена у 4-го экземпляра, она тонкая, двуслойная, эпидерма толще (70 мкм), чем субэпидерма (45 мкм), что встречается редко в роде *Aldrovanda*.

Материал. 4 экземпляра из коллекции образца 7 обнажения Мотоль (Крутоус, 1985), нижний или средний плейстоцен.

Заключение

В настоящее время в кайнозое Евразии известно 14 видов *Aldrovanda*. На территории Белоруссии по ископаемым семенам описано 9 видов приблизительно из 30 местонахождений. Семена всех неогеновых видов с территории Белоруссии также изучены в СЭМ (Якубовская, 1990). Результаты исследования семян этого рода свидетельствуют, что в плейстоцене Белоруссии преимущественное развитие получили виды секции *Aldrovanda* Dorof. В 1968 г. Дорофеев сгруппировал известные в то время виды *Aldrovanda* в три секции — *Aldrovanda, Obliquae* Dorof., *Clavatae* Dorof., разделив их по форме семян (Дорофеев, 1968). D. Mai (1985) воспринял предложенную Дорофеевым схему эволюции рода *Aldrovanda*, однако вид *A. praevesiculosa* Kirchh. рассматривал в составе секции *Aldrovanda*, а не *Obliquae*. E. M. Friis (1985) изучала семена *A. praevesiculosa* из миоцена Дании и отметила их сходство с видами секции *Clavatae*.

Особенности морфологии семенной кожуры, выявленные с помощью СЭМ, расширяют круг видовых признаков, описанных Величкевичем (1982), эволюция которых раскрывает филогенетические связи внутри рода. К таким признакам можно отнести преобладающую форму и размер семян, отношение длины к ширине, высоту халазового бугорка и горлышка, величину углов сочленения

Схема эволюции рода *Aldrovanda* в Западной Евразии (по: П. И. Дорофеев, 1968; D. Mai, 1985, с изменениями и дополнениями).

горлышка и КС, размер, форму и выраженность ячеек поверхности, форму угловых ямок, наличие бугорков (папиллообразных выростов) и степень развития ССС на поверхности СК. Такие показатели, как толщина стенок семян (эпидермы и субэпидермы), размер угловых ямок, наличие боковых вмятин пока не используются для раскрытия эволюции рода. Первый — в силу того, что измерения выполнены на одном—двух экземплярах, хотя П. А. Никитин (1957) придавал существенное значение соотношению толщины стенок и ширины

семян. Второй — вследствие того, что в коллекциях всех изученных видов можно отыскать семена с преобладанием как небольших, так и крупных угловых ямок. Вмятины присущи семенам многих видов, поэтому также не принимаются во внимание.

На рисунке показаны гипотетические линии эволюции рода *Aldrovanda*. Виды секции *Aldrovanda* в Белоруссии прослеживаются с олигоценовых флор Страдубки и скважины 6781 у д. Осов Лельчицкого р-на Гомельской обл. Со среднего миоцена и до среднего плиоцена встречается вид *A. eleanorae*, форма семян которого и черты строения СК наследуются у плейстоценовых *Aldrovanda* sp. 2 из Мотоля и *A. vesiculosa*. Эволюция этой линии рода была направлена на сохранение общей формы и морфологии СК, высоты горлышка, на уменьшение выразительности халазового бугорка, увеличение угла сочленения горлышка с КС и размера ячеек поверхности, а также на увеличение толщины семенной кожуры.

Раннеплейстоценовый вид *A. rugosa* с мелкими, раздутыми, преимущественно симметричными семенами и выпукло-западающими ячейками поверхности занимает тупиковую ветвь в эволюции видов секции *Aldrovanda*.

В конце миоцена—раннем плиоцене от этого ствола секции *Aldrovanda* отделилась ветвь, в основании которой находится вид *A. europaea*. Потомками этого вида являются самый древний плейстоценовый вид *A. zussii* и два ранне-среднеплейстоценовых вида — *A. dokturovskyi*, *A. borysthenica*. *A. zussii*, вероятно, занимает особое положение на этой ветви. Эволюционная продвинутость этого вида выражается в увеличении размеров и ширины семян, уменьшении размеров угловых ямок, возникновении нерегулярной перфорации поверхности. К наследственным признакам относится нерегулярная бугорчатость поверхности всех семян. Эволюционные изменения в группе *A. dokturovskyi* и *A. borysthenica* проявились иначе — в уменьшении величины, особенно ширины семян, появлении асимметрии, снижении халазового бугорка и горлышка, в уменьшении угла сочленения горлышка с КС, в изчезновении папиллообразных выростов при сохранении у отдельных семян участков ССС на СК, в сохранении формы и размеров нечетких ячеек поверхности и угловых ямок.

Типичных представителей секций *Obliquae* и *Clavatae* среди альдрованд из плейстоцена Белоруссии не обнаружено.

Изучение эволюции и систематики рода *Aldrovanda* связано с определенными трудностями: нечеткие представления о времени существования некоторых видов; невозможность идентификации видов, описанных в разных регионах Евразии; перекрытие некоторых признаков видов и даже секций и другое, что придает некоторую условность эволюционным построениям. Так, сравнительно-морфологическое изучение с помощью СЭМ семян близких видов *A. dokturovskyi* и *A. borysthenica* не прояснило окончательно вопрос об их соотношении во времени. Несомненно, что в предложенной схеме не достает многих звеньев. Значительное видовое разнообразие, зафиксированное в течение плейстоцена, вероятно, можно интерполировать и на более древние периоды кайнозоя, которые в палеокарпологическом отношении изучены в несколько раз хуже. Однако возможно и другое объяснение этого явления. Новые виды *Aldrovanda* возникают на грани плиоцен-плейстоцен, с началом ледникового периода, когда популяции и мутогенез испытывали сильнейший эколого-климатический прессинг. Резкое сокращение представителей рода *Aldrovanda*, как и вымирание крупных млекопитающих плейстоцена, связано с эпохой последнего наиболее сурового оледенения. Современный представитель рода *A. vesiculosa* является молодым видом, становление которого произошло в среднем плейстоцене. В период оптимума муравинского, последнего межледниковья Белоруссии, *A. vesiculosa* была широко распространена в пределах лесной и лесостепной зон на территории европейской части СССР и имела высокую плотность популяций. В голоцене ареал вида резко сократился, *A. vesiculosa* стала редким видом во флоре и занесена в «Красную книгу Белорусской ССР».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Величкевич Ф. Ю. Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1982. 239 с. — *Вознячук Л. Н., Махнач Н. А., Мотузко А. Н.* и др. Новые данные по палеогеографии раннего плейстоцена ледниковой области Восточно-Европейской равнины // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239, № 1. С. 154—157. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 5—180. — *Дорофеев П. И.* Об олигоценовой флоре Зауралья // Палеонтологический журнал. 1968. № 2. С. 111—119. — *Дорофеев П. И., Маныкин С. С.* Олигоценовая флора д. Страдубка на Днепре // Докл. АН БССР. 1969. Т. 13, № 5. С. 464—466. — *Коржинский С. И.* Материалы к географии, морфологии и биологии *Aldrovanda vesiculosa* // Тр. о-ва естествоиспытателей Казан. ун-та. 1887. Т. 17, вып. 1. С. 1—98. — *Крутоус Э. А.* Семенная флора межледниковых отложений д. Мотоль Брестской области // Докл. АН БССР. 1985. Т. 29, № 8. С. 735—738. — *Махнач Н. А., Якубовская Т. В.* О флоре и растительности Серебряного Рва // Стратиграфия и палеогеография антропогена Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1975. С. 5—20. — *Негру А. Г.* Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев: Штиинца, 1979. 112 с. — *Негру А. Г.* Меотическая флора Северо-Западного Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1986. 196 с. — *Никитин П. А.* Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 206 с. — *Парфенов В. И., Лякавичюс А. А., Козловская Н. В.* и др. Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы. Минск: Наука и техника, 1987. 350 с. — *Терехин Э. С.* *Droseraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1985. С. 48—52. — *Терехин Э. С.* Развитие и строение семени *Aldrovanda vesiculosa* L. (*Droseraceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 529—533. — *Якубовская Т. В.* Ископаемая флора д. Николаевой на Немане // Проблемы геохимического и геофизического изучения земной коры. Минск: Наука и техника, 1974. С. 180—184. — *Якубовская Т. В.* О возрасте отложений полтавской серии окрестностей г. Белоозерска // Геологические исследования кайнозоя Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1981. С. 165—176. — *Якубовская Т. В.* О третичных *Aldrovanda* L. (*Droseraceae*) Белоруссии // Докл. АН БССР. 1990. Т. 34, № 6. С. 550—553. — *Chandler M. E. J.* Flora of the Lower Headon beds of Hempshire and isle of Wight // Bull. Brit. Museum (Natur. History), geol. 1961. Vol. 5. P. 12—15. — *Caspary R.* *Aldrovanda vesiculosa* // Bot. Zeit. 1862. N 25. S. 195—197; N 26. S. 201—206. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicothyledons. London; New Jork; Melbourne: Cambridge University Press, 1976. Vol. 1. 311 p. — *Friis E. M.* Angiosperm Fruits and Seeds from the Middle Miocene of Jutland (Denmark) // Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab. Biolog. Sk. 1985. Vol. 24, N 3. P. 1—102. — *Mai D. H.* Entwiklung der Wasser- und Sumpfpflanzen-Gesellschaften Europas von Kreide bis Quartär // Flora. 1985. N 176. S. 449—511. — *Meusel H., Jäger H., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 258 S. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen—Samen // Handb. Pflanzenanat. 1926. Bd 10. S. 1—365.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск.

Получено 9 I 1989.

УДК 582.734.4(477.61/62)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

В. М. Остапко

НОВЫЙ ВИД РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) С ДОНЕЦКОГО КРЯЖА

V. M. OSTAPKO. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) FROM THE DONETS RIDGE

Описан новый для науки вид *Rosa krynkensis* — эндемик Донецкого кряжа.

***Rosa krynkensis*[1] Ostapko sp. nov. (sect. *Caninae* DC., subsect. *Tundzilliae* Crep.)** — Fruticulus humilis, erectus, pauciramosus, 15—20 cm altus; stolonibus

[1] От названия р. Крынки, в долине которой найден вид.

rhizomaticis longis; ramis cortice virescenti-cinereo tectis; aculei et setulae subnulli. Folia 5—9 cm longa; folii rachis dense pilosa, glandulis aculeolisque solitariis immixtis; stipulae 11—16 mm longae, 1.5—2 mm latae, supra subglabrae, subtus pilosae, solum margine glandulis sessilibus parce obsitae, auriculis 2—3 mm longis; foliola 5, late ovalia, rarius ovata, 10—25 mm longa, 8—17 mm lata, basi rotundata, rarius late cuneata, apice obtusa, subtus dense pilosa, supra pilosiuscula, margine simpliciter dentata. Flores solitarii; pedicelli 10—15 mm longi, glanduloso-setulosi; sepala 12—18 mm longa, externa appendicibus pinnatis, omnia subtus et margine glandulis obsita, supra breviter pilosa, post anthesin deorsum inclinata. Discus ca 3 mm in diam.; ore — 1 mm in diam.; stigmatum capitulum stipitatum parce pilosum. Hypanthia ovoidea, 12—15 mm longa, 8—10 mm lata, glabra, solum basi parce glandulosa.

Typus: RSS Ucraina, prov. Donetzk, distr. Amvrosievka, inter pagos Blagodatnoje et Kotovskoje, locus Novo-Klinovskoje, in schistis arenosis denudatis, 3 VII 1989, V. M. Ostapko (LE, isotypus DNZ).

Affinitas. A proxima *R. schistosa* Dubovik foliis pubescentibus (nec glabris), ramis exaculeatis, stigmatum capitulis parce pilosis (nec albo-lanatis) differt.

Distributio. Planta donetzica endemica. Species solummodo e loco classico nota.

Низкий прямостоячий слабо разветвленный кустарничек 15—20 см выс., с длинными корневищными побегами, ветви покрыты зеленовато-серой корой без шипов и щетинок. Листья 5—9 см дл., ось листа густо волосистая, с примесью единичных железок и шипиков; прилистники 11—16 мм дл. и 1.5—2 мм шир., сверху почти голые, снизу волосистые, лишь по краю с редкими сидячими железками, с ушками 2—3 мм дл.; листочки в числе 5, широкоовальные, реже яйцевидные, 10—25 мм дл. и 8—17 мм шир., с округлым или ширококлиновидным основанием и тупой верхушкой, снизу густоволосистые, сверху рассеянно-волосистые, по краю простозубчатые. Цветки одиночные, цветоножки 10—15 мм дл., железисто-щетинистые; чашелистики 12—18 мм дл., внешние с перистыми придатками, все снизу и по краю железистые, сверху коротковолосистые, после цветения направлены вниз. Диск около 3 мм в диам., зев — 1 мм в диам.; головка рылец на ножке, слабоволосистая. Гипантии яйцевидные, 12—15 мм дл., 8—10 мм в поперечнике, голые, лишь при основании с редкими железками.

Тип: УССР, Донецкая обл., Амвросиевский р-н, между селами Благодатное и Котовское, урочище Ново-Клиновское, обнажения песчаниковых сланцев, 3 VII 1989, В. М. Остапко (LE). Изотипы в Гербарии Донецкого ботанического сада АН УССР (DNZ).

Родство. От близкого вида *R. schistosa* Dubovik отличается опушенными (а не голыми) листьями, отсутствием шипов на ветвях, слабоволосистыми (а не белошерстистыми) головками рылец.

Распространение. Эндемик Донецкого кряжа, известный пока из единственного местонахождения.

Донецкий ботанический сад АН УССР,
Донецк.

Получено 19 III 1990.

УДК 582.594.2 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 1

Л. В. Аверьянов

СИСТЕМА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА. ПОДСЕМЕЙСТВО *EPIDENDROIDEAE*, ТРИБЫ *MALAXIDEAE* и *EPIDENDREAE*

L. V. AVERYANOV. THE SYSTEM OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) OF THE VIETNAMESE FLORA. THE SUBFAMILY *EPIDENDROIDEAE*, THE TRIBES *MALAXIDEAE* AND *EPIDENDREAE*

Очередная публикация системы орхидных Вьетнама (Аверьянов, 1990а, б) посвящается двум последним трибам наиболее крупного подсемейства *Epidendroideae*. Приводятся ключи для определения родов и надродовых таксонов, их диагнозы, сведения о распространении, объеме и хромосомных числах. Подтриба *Oberoniinae* описана в качестве новой для науки.

Trib. 6. *Malaxideae* Lindl. 1821, Collect. Bot. App.; Reichenb. f. 1868, in Seemann, Fl. Vitiensis: 301. — Trib. *Liparideae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 100 (sub «*Liparidinae*»).

Typus: *Malaxis* Soland. ex Sw.

В пределах трибы хорошо прослеживается процесс перехода растений от наземного обитания к эпифитному и вторично наземному образу жизни. С этим связаны, с одной стороны, появление и специализация псевдобульб и опадающих листьев, имеющих в основании листовой пластинки сочленение, с другой стороны, формирование суккулентных латерально сжатых листьев и миниатюризация растений с формированием початковидного, очень многоцветкового соцветия. 2n=26—30, 34—38, 42, 44, 60.

Тропические, субтропические и умеренные области всех материков, бореальные районы Северного полушария.

6 : 890 [3 : 55].[1]

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *MALAXIDEAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Листья конволютные или дупликатные, пликатные или кондупликатные, плоские, тонкие; соцветие рыхлая кисть; цветонос неутолщенный, иногда крылатый; цветки спирально или двурядно расположенные; поллинии с прилипальцами . . . . Subtrib. 1. *Liparidinae* Lindl. ex Miq.
— Листья дупликатные, мясистые, латерально уплощенные, черепитчато двурядно собранные; соцветие очень многоцветковое початковидное; цветонос мясистый, утолщенный, без крыльев; цветки на цветоносе располагаются спирально, мутовками или кругами; поллинии без прилипалец . . . . Subtrib. 2. *Oberoniinae* Aver.

Subtrib. 1. *Liparidinae* Lindl. ex Miq. 1857, Fl. Ind. Batav. 3 : 618, 621 (sub «*Liparidae*»); Janchen, 1960, Cat. Fl. Austr. 1 : 858. — Subtrib. *Microstylidinae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 287 (sub «*Microstyleae*»). — Subtrib. *Malaxidinae* Benth. et Hook. 1883, Gen. Pl. 3 : 463, 465 (sub «*Malaxeae*»).

Typus: *Liparis* Rich.

Наземные, эпифитные или вторично наземные травы. Стебель в основании образует из одного или нескольких междоузлий более или менее выраженную псевдобульбу, реже стебель тонкий, без утолщений. Листья конволютные или дупликатные, пликатные или кондупликатные, плоские, тонкие, в основании нередко с сочленением или без него. Соцветие терминальная простая рыхлая

[1] Числами, разделенными двоеточием, здесь и далее указано число родов и видов, включаемых в данный таксон, в квадратных скобках приведены те же сведения для флоры Вьетнама.

кисть; ось соцветия тонкая, иногда крылатая. Цветки спирально или двурядно расположенные, по величине от мелких до средних, чаще ресупинатные. Колонка большей частью тонкая, вытянутая, в середине согнутая, с цельным рыльцем. Пыльник терминальный, наклоненный. Поллинии в числе 4, плотные, овальные или булавовидные, с двумя маленькими прилипальцами. 2n=26—30, 34—38, 42, 44, 60.

Тропические, субтропические и умеренные области всех материков, бореальные районы Северного полушария.

3 : 570 [2 : 31].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *LIPARIDINAE* LINDL. EX MIQ. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Губа к основанию сужается, не охватывает гипохилием колонку; колонка вытянутая, тонкая, в середине большей частью согнутая . . . . 1. *Liparis* Rich.
— Губа с широким, большей частью двулопастным гипохилием, охватывающим с двух сторон основание колонки; колонка относительно короткая, толстая, в середине не согнута . . . . 2. *Malaxis* Soland. ex Sw.

1. *Liparis* Rich. 1817, Orch. Europ. Annot.: 21, 30, 38, nom. conserv.; id. 1818, Mem. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4 : 43, 52; Ridl. 1887, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 22 : 244—297; id. 1888, ibid. 24 : 349—350; Seidenf. 1976, Dansk Bot. Ark. 31, 1 : 1—105.

Typus: *Liparis loeselii* (L.) Rich.

Тропические, субтропические и умеренные области всех материков. 200—250 [27].

2. *Malaxis* Soland. ex Sw. 1788, Prodr. Veg. Ind. Occid.: 119; Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 33, 1 : 42—93. — *Microstylis* Nutt. 1818, Gen. North Amer. Pl. 2 : 196. — *Anaphora* Gagnep. 1932, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 4, 5 : 592.

Typus: *Malaxis spicata* Sw.

Тропические, субтропические и умеренные области всех материков. 250—300 [6].

Subtrib. 2. *Oberoniinae* Aver. subtrib. nov.

Typus: *Oberonia* Lindl.

Epiphyta, plerumque herbulae minutissimae. Caulis pro more abbreviatus, tenuis, pseudobulbis nullis, sub foliis imbricatis arcte adhaerentibus absconditus, rarius rhizoma repens praebens. Folia duplicata carnosa, lateraliter compressa, disticha, basi interdum articulata. Inflorescentia terminalis, multiflora, floribus numerosissimis, spadiciformis vel amentiformis, axi plerumque carnoso, incrassato, cylindrico. Flores spiraliter multiseriatim vel verticillatim dispositi, numerosissimi, plerumque non resupinati. Columna parva, dolioliformis, basi angustata; stigma integrum. Antera terminalis inclinata. Pollinia 4, solida, ovalia eglandulosa. Genera *Hippeophyllum* Schlechter, *Oberoniam* Lindl. et *Risleyam* King et Pantl. continet. 2n=30, 36.

Эпифитные, большей частью очень маленькие травы. Стебель обычно укороченный, тонкий, псевдобульб не образует, скрыт плотно черепитчато прилегающими листьями, реже в виде ползучего корневища. Листья дупликатные, мясистые, латерально сжатые, двурядно расположенные, в основании иногда с сочленением или без него. Соцветие терминальное, очень многоцветковое, початковидное или сережковидное, ось соцветия обычно мясистая, утолщенная, цилиндрическая. Цветки, расположенные спирально, в многочисленных кругах или в мутовках, очень мелкие, обычно не ресупинатные. Колонка маленькая, бочонковидная, к основанию сужается; рыльце цельное. Пыльник терминальный, наклоненный. Поллинии в числе 4, плотные, овальные,

без прилипалец. Включает роды *Hippeophyllum* Schlechter, *Oberonia* Lindl. и *Risleya* King et Pantl. 2n=30, 36.

Во флоре Вьетнама только один род.

1. *Oberonia* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 15, nom. conserv.; Seidenf. 1968, Dansk Bot. Ark. 25, 3 : 1—125; id. 1978, ibid. 33, 1 : 1—41; Chen, 1982, Acta Phytotax. Sin. 20, 2 : 190—195.

Typus: *Oberonia iridifolia* (Roxb.) Lindl.

Тропическая зона Восточного полушария. 250—300 [24].

Trib. 7. *Epidendreae* Humb., Bonpl. et Kunth, 1815, Nov. Gen. Sp. Pl. 1 : 269; Reichenb. f. 1868, in Seemann, Fl. Vitiensis : 299.

Typus: *Epidendrum* L.

Триба объединяет наиболее высоко продвинутых представителей подсемейства. Ряд эволюционных тенденций обнаруживает здесь предельное развитие. Почти полностью происходит переход от пликатных к кондупликатным двурядно расположенным листьям, которые при этом иногда становятся суккулентными, цилиндрическими или латерально сжатыми. Прослеживается дальнейшая олигомеризация стебля с последовательным формированием псевдобульб из многих, нескольких и, наконец, только одного междоузлия, что сопровождается иногда редукцией листьев. Наряду с терминальным обычным становится боковое соцветие и образование боковых вегетативных почек. Листочки околоцветника обычно различным образом срастаются, большей частью с образованием ментума; частым так же является вытягивание основания колонки в длинный отросток, с верхушкой которого подвижно сочленяется губа. Поллинии окончательно становятся плотными, восковидными, с параллельной редукцией их числа от 8 до 6,4 и 2; форма их меняется при этом от продольно уплощенных до булавовидных и почти сферических. В различных линиях развития трибы наблюдается появление прилипалец, а также каудикул, образование хамулюса и тегулы, наподобие тегул, характерных для еще более высокоорганизованных представителей подсемейства *Vandoideae* Endlicher. 2n=24, 32, 36—44, 56, 64.

Тропические области всех материков.

112 : 8500 [18 : 260].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *EPIDENDREAE* HUMB., BONPL. ET KUNTH ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Поллинии в числе 2—4, без каудикул, редко с прилипальцами, хамулюсом или тегулой . . . . 2.
— Поллинии в числе 2—8, с отчетливыми, хотя иногда очень маленькими каудикулами . . . . 4.
2. Псевдобульбы в виде более или менее утолщенного прямостоячего или поникающего стебля обычно состоят из нескольких или многочисленных междоузлий; соцветие боковое, развивающееся обычно из верхушечных узлов побега; поллинии без прилипалец . . . . Subtrib. 3. *Dendrobiinae* Lindl.
— Псевдобульбы, располагающиеся на тонком ползучем побеге, состоят из одного междоузлия; соцветие боковое, развивающееся из верхушечных или средних участков побега; поллинии голые, с прилипальцем, хамулюсом или тегулой . . . . 3.
3. Поллинии обычно без прилипалец и тегулы; очень редко поллинии с хамулюсом; пыльник в виде свободно снимающейся крышечки . . . . Subtrib. 5. *Bulbophyllinae* Schlechter.
— Поллинии с двумя маленькими, но отчетливыми тегулами; пыльник, отрывающийся от клинандриума, плотно примыкает к колонке . . . . Subtrib. 6. *Sunipiinae* Dressler.

4. Поллинии в числе 2—8, вытянутые, булавовидные; стебель тонкий, не утолщенный, с многочисленными двурядно расположенными листьями . . . . Subtrib. 1. *Podochilinae* Benth. et Hook.
— Поллинии в числе 8, округлые, сжатые с боков или короткобулавовидные; стебель большей частью мясистый, утолщенный, обычно с немногочисленными листьями . . . . 5.
5. Поллинии округлые, с одной общей, часто очень длинной каудикулой; цветки очень мелкие, около 1 мм в диам. . . . Subtrib. 2. *Thelasiinae* Schlechter.
— Поллинии с боков сжатые или короткобулавовидные, с индивидуальными маленькими каудикулами; цветки обычно более 1 мм в диам. . . . . Subtrib. 4. *Eriinae* Benth.

Subtrib. 1. *Podochilinae* Benth. et Hook. 1883, Gen. Pl. 3 (sub «*Podochileae*»). — Subtrib. (vel trib.?) *Appendiculinae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 84, nom. nud. — Trib. *Podochileae* Pfitz. 1887, l. c.: 101 (sub «*Podochilinae*»). — Trib. *Agrostophylleae* Holttum, 1953, Fl. Mal. 1 : 482 (sub «*Agrostophyllum* tribe»), nom. invalid. — Trib. *Appendiculeae* Holttum, 1953, l. c.: 495 (sub «*Appendicula* tribe»), nom. invalid.

Typus: *Podochilus* Blume.

Эпифитные или наскальные, редко наземные травы. Стебель прямостоячий, тонкий, неутолщенный, очень редко с утолщением. Листья двурядно расположенные, кондупликатные, иногда килеватые, большей частью с сочленением в основании. Соцветие терминальное или боковое, обычно укороченная, головковидная кисть. Цветки маленькие, спирально расположенные, ресупинатные или поникающие. Боковые листочки наружного круга околоцветника срастаются между собой с образованием мешковидного ментума. Губа в основании вогнутая или мешковидная, на верхней поверхности ближе к основанию большей частью с язычковидным выростом. Колонка короткая, с отчетливым выростом основания и цельным рыльцем. Пыльник терминальный, наклоненный или дорсальный, прямостоячий. Поллинии в числе 4, 6 или 8, булавовидные, часто с одной или двумя заметными каудикулами, иногда с абортивными тегулоподобными поллиниями в основании и 1 или 2 прилипальцами. 2n=38, 40.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия с одним видом на Сейшельских островах.

7 : 230 [3 : 7].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *PODOCHILINAE* BENTH. ET HOOK. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Поллинии в числе 4; растение маленькое, стебли в длину обычно не превышают 15 см. . . . . 2. *Podochilus* Blume.
— Поллинии в числе 6—8; растение более крупное, взрослые стебли обычно длиннее 15 см . . . . 2.
2. Поллинии в числе 6; растение не имеет злаковидного облика . . . . 1. *Appendicula* Blume.
— Поллинии в числе 8; растение имеет внешнее сходство со злаками . . . . 3. *Agrostophyllum* Blume.

1. *Appendicula* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 40; id. 1825, ibid. 7 : 297; Schlechter, 1900, Mem. Herb. Boiss. 21 : 1—78; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 135—142.

Lectotypus: *Appendicula alba* Blume.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 125—150 [3].

2. *Podochilus* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 12; id. 1825, ibid. 7 : 295; Schlechter, 1900, Mem. Herb. Boiss. 21 : 1—78; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 143—147.

Typus: *Podochilus lucescens* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 60 [2].

3. *Agrostophyllum* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 3; id. 1825, ibid. 8 : 368.

Typus: *Agrostophyllum javanicum* Blume.

Сейшельские острова, континентальная тропическая Азия, Тайвань, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 100 [2].

Subtrib. 2. *Thelasiinae* Schlechter, 1914, Orch.: 340. — Trib. *Thelaseae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 104 (sub «*Thelasinae*»).

Typus: *Thelasis* Blume.

Маленькие эпифитные травы. Ползучий тонкий стебель несет псевдобульбы, покрытые влагалищами терминально расположенных листьев, реже псевдобульбы отсутствуют. Листья дупликатные, кондупликатные, иногда килеватые или мясистые, сжатые с боков, нередко в основании листовой пластинки с сочленением. Соцветие боковое, в виде немногоцветковой рыхлой кисти. Цветки очень мелкие, едва раскрывающиеся или нераскрывающиеся, спирально расположенные, ресупинатные или нет. Колонка короткая, в основании с небольшим отростком или без него; рыльце цельное. Пыльник дорсальный, прямостоячий. Поллинии в числе 8, округлые, с общей, часто очень длинной каудикулой и прилипальцем. 2n=?

Континентальная тропическая Азия, Индонезия и Австралия.

7 : 270 [2 : 6].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *THELASIINAE* SCHLECHTER ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Губа в основании с утолщением; оперкулюм лежит вертикально на спинке колонки, спереди оттянут в клювовидный носик; колонка не имеет выроста основания . . . . 2. *Thelasis* Blume.

— Губа в основании без утолщений; оперкулюм лежит горизонтально на верхушке колонки, спереди в виде носика не оттянут; колонка в основании с маленьким выростом, с верхушкой которого срастается основание губы . . . . 1. *Phreatia* Lindl.

1. *Phreatia* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 63; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 148—153. — *Phreatea* Wight, 1851, Icon. Pl. India Orient. 5 : 17, orth. var.

Typus: *Phreatia elegans* Lindl.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 150 [3].

2. *Thelasis* Blume, 1825, Bijdr. 8 : 385; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 154—160. — *Euproboscis* Griff. 1845, Calc. Journ. Nat. Hist. 5 : 371.

Lectotypus: *Thelasis obtusa* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 25—30 [3].

Subtrib. 3. *Dendrobiinae* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 45. — Trib. *Dendrobieae* Endl. 1837, Gen. Pl.: 190.

Typus: *Dendrobium* Sw.

Эпифитные, редко наскальные, иногда одревесневающие, кустарниковидные травы. Стебли тонкие или большей частью утолщенные в виде псевдобульб, сложенных многочисленными или несколькими междоузлиями. Листья дупликатные, кондупликатные, двурядно расположенные, иногда латерально сжаты, с черепитчато налегающими основаниями, изредка суккулентные, утолщенные или даже цилиндрические. Соцветие боковое, развивающееся из апикальных узлов побега, в виде простой или ветвящейся рыхлой кисти, редко соцветие одноцветковое. Цветки спирально расположенные, от маленьких до крупных, ресупинатные. Боковые листочки наружного круга околоцветника часто срастаются между собой, между собой и длинным выростом основания колонки, а иногда и с основанием губы, образуя мешковидный широкий шпорец, так называемый ментум. Пыльник терминальный, наклоненный. Поллинии округлые

или продолговатые, в числе 4, в двух парах, или 2, голые, без каудикул и прилипалец. Рыльце цельное, округлое, погруженное. 2n=38, 40.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия.

6 : 1700 [3 : 114].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *DENDROBIINAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Стебель прямостоячий, ветвистый; каждая из тонких прутьевидных ветвей заканчивается апикальной цилиндрической или сжатой с боков псевдобульбой . . . . 1. *Flickingeria* Hawkes.
— Стебель прямостоячий, поникающий или ползучий, очень редко ветвистый; отдельные побеги никогда не заканчиваются апикальной псевдобульбой . . 2.
2. Стебель прямостоячий или поникающий, большей частью утолщенный, образующий псевдобульбы из многих междоузлий . . . 2. *Dendrobium* Sw.
— Стебель ползучий, примыкающий к субстрату, тонкий, неутолщенный, образует многочисленные плотно прижатые друг к другу псевдобульбы из одного междоузлия . . . . 3. *Epigeneium* Gagnep.

1. *Flickingeria* Hawkes, 1961 (Jan.), Orch. Weekly 2, 46 : 451; Seidenf. 1980, Dansk Bot. Ark. 34, 1 : 9—67. — *Desmotrichum* Blume, 1825, Bijdr. 7 : 329, non Kützing, 1845, nom. conserv. — *Ephemerantha* P. F. Hunt et Summerhayes, 1961 (Jun.), Taxon 10, 4 : 101.

Lectotypus: *Flickingeria angulata* (Blume) Hawkes.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 65—70 [7].

2. *Dendrobium* Sw. 1799, Nova Acta Soc. Sci. Upsal. 6 : 82; Seidenf. 1985, Opera Bot. 83 : 1—295, nom. conserv. — *Ceraia* Lour. 1790, Fl. Cochinch.: 518, nom. rej. — *Callista* Lour. 1790, l. c.: 519, nom. rej. — *Oxystophyllum* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 38; id. 1825, ibid. 7 : 335. — *Aporum* Blume, 1825, l. c. fig. 39. — *Pedilonium* Blume, 1825, l. c. 7 : 333. — *Conostalix* (Kraenzl.) Brieger, 1981, in Brieger, Maatsch et Senghas, Die Orch. 3, 1 : 659. — *Bolbidium* (Lindl.) Brieger, 1981, l. c.: 725.

Lectotypus: *Dendrobium moniliforme* (L.) Sw.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия, Индонезия, Австралия, острова западной части Тихого океана. 1000—1200 [101].

3. *Epigeneium* Gagnep. 1932, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 4, 5 : 593; Seidenf. 1980, Dansk Bot. Ark. 34, 1 : 68—82. — *Sarcopodium* Lindl. 1850, Paxt. Flower Gard.: 99, non Ehrenb. et Schlecht. 1824. — *Katherinea* Hawkes, 1956, Lloydia 19 : 94.

Typus: *Epigeneium fargesii* (Fin.) Gagnep.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 30—35 [6].

Subtrib. 4. *Eriinae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 287 (sub «*Erieae*»).

Typus: *Eria* Lindl.

Эпифитные и наскальные, редко наземные травы. Стебель тонкий, не утолщенный или образует мясистые псевдобульбы из нескольких, реже одного междоузлия. Листья дупликатные, редко конволютные, пликатные, двурядно расположенные, изредка суккулентные, утолщенные или даже цилиндрические, в основании листовой пластинки с сочленением. Соцветие боковое, развивающееся из апикальных узлов побега, реже терминальное, в виде рыхлой кисти, редко одноцветковое. Цветки спирально расположенные, ресупинатные, от маленьких до средних. Боковые листочки наружного круга околоцветника обычно срастаются с образованием ментума. Колонка обычно с хорошо развитым выростом основания колонки, к верхушке которого прикрепляется основание губы; рыльце цельное, иногда двулопастное. Пыльник терминальный, накло-

ненный. Поллинии в числе 8, сжатые с боков или булавовидные с общей каудикулой и прилипальцем. 2n=36—40, 44.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия и Австралия, с одним родом в Тропической Африке.

10 : 500 [6 : 52].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *ERIINAE* BENTH. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Листочки наружного круга околоцветника срастаются в трубку . . . . . 2.
— Только боковые листочки наружного круга срастаются в своем основании, образуя ментум . . . . 3.
2. Соцветие одноцветковое, цветоножка не более 1 см дл.; очень маленькое растение, большей частью не крупнее 2 см . . . . . 6. *Porpax* Lindl.
— Соцветие многоцветковая кисть 5—30 см дл.; псевдобульбы 4—8 см выс. с двумя листьями 10—20 см дл. . . . . 5. *Cryptochilus* Wall.
3. Колонка с двумя вертикальными отростками или долями, на которых расположены доли рыльца . . . . 4. *Ceratostylis* Blume.
— Колонка без вертикальных отростков или долей, несущих рыльца; рыльце цельное . . . . 4.
4. Листья и стебель растения густо опушены рыжеватыми, реже сероватыми неопадающими волосками; стебель тонкий, прямостоячий или поникающий, реже ползучий, с двурядно расположенными мясистыми листьями . . . . 1. *Trichotosia* Blume.
— Листья растения большей частью голые, лишь иногда с редкими быстро опадающими волосками; стебель чаще утолщенный в виде псевдобульб; листья обычно тонкие, кожистые, изредка суккулентные, цилиндрические . . . . 5.
5. Губа очень подвижно, эластично сочленена своим основанием с верхушкой выроста основания губы, от чего легко колеблется . . . . 3. *Callostylis* Blume.
— Губа жестко, не эластично сочленяется своим основанием с верхушкой выроста основания колонки и при отгибании вниз легко отламывается . . . . 2. *Eria* Lindl.

1. *Trichotosia* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 11 (sub «*Trichosia*» — sphalm.); id. 1825, ibid. 7 : 342; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 11—23.

Lectotypus: *Trichotosia pauciflora* Blume.

Сев.-Вост. Индия, континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 50 [5].

2. *Eria* Lindl. 1825, Bot. Reg. 11, tab. 904, nom. conserv.; Seidenf. 1982, Opera Bot. 62 : 24—157.

Typus: *Eria stellata* Lindl.=*Eria javanica* (Sw.) Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия, острова западной части Тихого океана. 350—400 [38].

3. *Callostylis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 74; id. 1825, ibid. 7 : 340. — *Tylostylis* Blume, 1828, Fl. Java Praef.: 4.

Typus: *Callostylis rigida* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 2 [1].

4. *Ceratostylis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 56; id. 1825, ibid. 7 : 304; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 109—117.

Lectotypus: *Ceratostylis graminea* Blume.

Сев. Индия, Непал, Бутан, континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 80—100 [5].

5. *Cryptochilus* Wall. 1824, Tent. Fl. Nepal. 36, tab. 26.

Typus: *Cryptochilus sanguineus* Wall.

Сев.-Вост. Индия, Юго-Зап. Китай, Вьетнам. 6 [2].

6. *Porpax* Lindl. 1845, Bot. Reg. 31 Misc. 66; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 118—123; Chen et Tsi, 1984, Acta Bot. Yunnan. 6, 3 : 267—268.

Typus: *Porpax reticulata* Lindl.

Континентальная тропическая Азия. 11 [1].

Subtrib. 5. *Bulbophyllinae* Schlechter, 1914, Orch.: 319. — Trib. *Bulbophylleae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 104 (sub «*Bulbophyllinae*»).

Typus: *Bulbophyllum* Thouars.

Небольшие эпифитные, реже наскальные травы. Стебель ползучий, примыкающий к субстрату, тонкий, не утолщенный, обычно несет разнообразной формы псевдобульбы из одного междоузлия, которые, впрочем, иногда полностью редуцируются. Листья 1, реже 2, занимают апикальное положение на псевдобульбе, дупликатные, кондупликатные, часто мясистые, в основании с сочленением, изредка редуцированы до чешуй. Соцветие боковое, простое, иногда зонтиковидная кисть. Цветки по величине от маленьких до крупных, спирально или двурядно расположенные, ресупинатные. Листочки околоцветника нередко несут разнообразные краевые или апикальные выросты — палеи, часто различным образом срастаются, большей частью с образованием из боковых наружных листочков ментума, в формировании которого часто участвует вырост основания колонки. Губа обычно очень подвижно, эластично сочленена своим основанием с верхушкой выроста основания колонки. Поллинии в числе 4 или 2, голые, очень редко с прилипальцем и хамулюсом. Колонка часто имеет терминальные стелидии, расположенные по бокам пыльника, рыльце цельное. 2n=36—40.

Тропические области всех материков, но преимущественно в Старом Свете. 7 : 1100 [3 : 78].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *BULBOPHYLLINAE* SCHLECHTER ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Крышечка пыльника на верхушке с роговидным, иногда двулопастным выростом; листочки наружного круга околоцветника по форме и размеру почти одинаковы . . . . 1. *Trias* Lindl.
— Крышечка пыльника на верхушке округлая, без роговидного выроста; боковые листочки наружного круга околоцветника обычно резко отличаются от медианного листочка . . . . 2.
2. Боковые листочки наружного круга околоцветника срастаются с выростом основания колонки по всей его длине . . . . . 2. *Bulbophyllum* Thouars.
— Боковые листочки наружного круга околоцветника срастаются с оголенным выростом основания колонки лишь в его апикальной части . . . . 3. *Monomeria* Lindl.

1. *Trias* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 60; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 161—166.

Typus: *Trias oblonga* Lindl.

Континентальная тропическая Азия. 10 [2].

2. *Bulbophyllum* Thouars, 1822, Hist. Pl. Orch. tab. 3, nom. conserv.; Seidenf. 1973, Dansk Bot. Ark. 29, 1 : 1—260; id. 1979, ibid. 33, 3 : 1—228. — *Cirrhopetalum* Lindl. 1824, Bot. Reg. 10, tab. 832. — *Epicranthes* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 9; id. 1825, ibid. 7 : 307. — *Ephippium* Blume, 1825, l. c. 6, fig. 65; id. 1825, l. c. 7 : 309. — *Diphyes* Blume, 1825, l. c. 7 : 313, p. p. — *Zygoglossum* Reinw. 1825—1826, Syll. Pl. Nov. 2 : 5. — *Cestochilos* Breda, 1827, Gen. Sp. Orch. Asclep. tab. 3. — *Odontostyles* Breda, 1827, l. c. tab. 4. — *Hippoglossum* Breda, 1827, l. c. tab. 14. — *Oxysepala* Wight, 1851, Icon. Pl. India Orient. 5 : 17, tab. 1736.

Typus: *Bulbophyllum nutans* Thouars, typus conserv.

Тропические и субтропические области всех материков. 900 [75].

3. *Monomeria* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl.: 61; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 169 : 170.

Typus: *Monomeria barbata* Lindl.

Сев.-Вост. Индия, Непал, Бутан, Бирма, Таиланд, Индокитай. 2 [1].

Subtrib. 6. *Sunipiinae* Dressler, 1979, Selbyana 5 : 205.

Typus: *Sunipia* Lindl.

Небольшие эпифитные травы. Стебель ползучий, примыкающий к субстрату, несет округлые расставленные псевдобульбы из одного междоузлия. Листья располагаются по одному на верхушках псевдобульб, дупликатные, мясистые, в основании с сочленением. Соцветие боковое, рыхлая простая кисть. Цветки спирально или двурядно расположенные, по размеру от маленьких до средних. Боковые листочки наружного круга околоцветника иногда срастаются своими краями. Губа сочленена основанием с коротким выростом основания колонки. Пыльник терминальный, оперкулюм сливающийся стенками с клинандриумом, спереди открывающийся двумя продольными щелями. Поллинии в числе 4, несколько сжаты с боков, в парах, каждая из которых имеет тегулу и прилипальце, которое иногда бывает общим. Рыльце цельное. 2n=?

Континентальная тропическая Азия.

1 : 20 [1 : 3].

Монотипная подтриба.

1. *Sunipia* Lindl. 1833, Gen. Sp. Orch. Pl.: 179; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 171—183. — *Ione* Lindl. 1853, Fol. Orch. Ione : 1.

Lectotypus: *Sunipia scariosa* Lindl. = *Sunipia racemosa* (J. E. Smith) Tang et Wang.

Континентальная тропическая Азия. 18 [3].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 7. С. 1013—1028. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae*, *Gastrodieae*, *Epipogieae*, *Arethuseae* и *Coelogyneae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 12. С. 1757—1767.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XI 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.1(470.344+470.343+470.41)

М. В. Мырза

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЯХ МОЛДАВИИ

M. V. MYRZA. ON SOME RARE AND ADVENTITIOUS PLANTS OF MOLDAVIA

Сообщается о нахождении на территории Молдавии 2 видов, новых для европейской части СССР, и 10 видов, новых для Молдавии; для 14 видов приведены новые сведения по их распространению на территории Молдавии.

Флористические сборы на территории Молдавии проводились в основном в центральной и южной ее частях, лесостепные же территории ее северной части обследовались значительно меньше. В связи с этим ботанические исследования последних лет приносят здесь новые флористические находки и уточняют географическое распространение некоторых редких видов флоры Молдавии.

Территория республики постоянно подвергается «нашествию» чуждых ей растений, которые расселяются посредством антропогенных и естественных факторов. Изучение этих видов представляет несомненный интерес, так как некоторые из них уже распространились повсеместно и, обладая высокой конкурентной способностью и большой семенной продуктивностью, не встречают серьезного противоборства аборигенных видов. Эти виды занимают не только рудеральные места, но также часто проникают в агрофитоценозы и даже в естественные сообщества.

Многочисленные экскурсии в последние годы и стационарные исследования некоторых участков позволили обнаружить 2 вида, новых для европейской части СССР, 10 видов, прежде не указывавшихся для Молдавии, а для 14 видов привести новые сведения по распространению на территории Молдавии.

Гербарные экземпляры, подтверждающие находки этих видов, хранятся в гербарии кафедры ботаники Государственного университета Республики Молдова. Ниже приводим список обнаруженных нами видов.

Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs. Собран в окр. с. Кобань Глодянского р-на, 8 VII 1986. Приводится как редкое растение для более северных территорий западной части округа северных черешневых и березовых дубрав, без указания точек (Гейдеман, 1986).

Cenchrus pauciflorus Benth. На территории Советского Союза этот американский карантинный злак впервые был обнаружен в с. Луч Скадовского р-на Херсонской обл. в 1950 г. (Ларіонов, 1951). В. В. Протопопова (1973) указывает, что ценхрус малоцветковый на территории Украины известен в 3 районах Херсонской обл.: Скадовском, Голопристаньском и Цюрупинском, где встречается на песчаных и супесчаных почвах, приморских песках, у дорог, засоряет сады, виноградники, посевы люцерны и другие культуры, а также пастбища.

В 1986—1987 гг. этот вид был обнаружен в Киеве в 3 местах: вблизи ж.-д. ст. Киев-Петровка и Киев-Московская, в большом количестве на песках на берегу р. Днепр, а также одиночными экземплярами на жилом массиве Оболонь, западнее ст. метро «Минская» (Мосякін, 1988). Этим же автором (Мосякін,

1989) были выявлены новые местопроизрастания ценхруса малоцветкового (контейнерный участок Киевского речного порта (Подол), на п-ове Рыбальском, на песках вблизи с. Бортничи Бориспольского р-на Киевской обл., а также в большом количестве у ж.-д. ст. Киев-Днепровская и Зенит). В результате проведенных исследований автор приходит к выводу, что ценхрус малоцветковый на территории Украины распространен более широко, так как молодые растения этого вида (без генеративных органов) внешне похожи на *Echinochloa crusgali* (L.) Beauv. Поэтому исследователь, видя их впервые, не обращает на них внимания. Далее автор отмечает, что в настоящее время этот вид в окр. Киева практически полностью натурализовался и находится в стадии быстрой экспансии.

Впервые на территории Молдавии ценхрус малоцветковый обнаружен в 1986 г. Кишиневской карантинной инспекцией вдоль ж.-д. путей ст. Вулканешты, на юге республики. В 1987—1989 гг. мы встречали этот вид неоднократно вдоль ж.-д. путей вокзалов: Унгены, Кишинев, Бессарабка, Комрат, Кантемир, Чадыр-Лунга, Тараклия и Вулканешты.

На исследуемой территории распространен преимущественно на каменистых и песчаных участках вдоль ж.-д. путей. В условиях Молдавии размножается семенами и вегетативно. Одно растение может дать 1000 и более жизнеспособных зерновок. В рудеральных ассоциациях ценхрус малоцветковый выступает как субдоминант, а местами образует чистые заросли площадью до нескольких квадратных метров.

На территорию Молдавии этот вид вероятнее всего попал из черноморских портов посредством железнодорожного транспорта.

Темпы распространения ценхруса малоцветкового на Украине и в Молдавии показывают, что в ближайшее время он может стать наиболее интенсивным и неподдающимся контролю сорняком. Энергичную борьбу с ним необходимо начать немедленно, пока есть возможность уничтожать его на относительно небольших изолированных участках. При этом следует помнить о некоторых биолого-экологических особенностях этого растения. Оно размножается как семенами, так и вегетативно, укореняясь в узлах стебля. Семена развиваются сравнительно поздно, в июле—сентябре. Природных вредителей в наших условиях ценхрус малоцветковый не имеет.

Hordeum jubatum L. Найден нами в г. Бельцы у маслоэкстракционного завода, вдоль ж. д., на пустыре, 18 VII 1988. Вид приводился для Молдавии Н. Н. Цвелевым (1976) без указания точного места произрастания. В последней сводке по Молдавии (Гейдеман, 1986) ячмень гривастый не указывается. Недавно отмечен для Украины в небольшом количестве на рудеральных местопроизрастаниях вдоль ж.-д. путей в черте Киева (Мосякін, 1989). Согласно «Определителю растений Татарской АССР», этот вид иногда культивируется, изредка дичает (Марков, 1979). Встречается в качестве декоративного растения на приусадебных участках, на ж.-д. станциях (чаще на площадках погрузки и выгрузки), на рудеральных местах, вдоль шоссейных дорог. Отмечен в Удмуртской АССР (Бузанов и др., 1977), Ульяновской обл. (Раков, Пчелкин, 1980), Татарской АССР (Ильменских и др., 1981) и Марийской АССР (Дмитриев, 1984).

Считаем возможным дальнейшее расселение этого вида на территории Молдавии на урбанизированных территориях.

Panicum capillare L. Адвентивный североамериканский злак. Согласно гербарным материалам, просо волосовидное впервые собрал на территории Молдавии Бужореан в 1937 г. в окр. с. Чумай и г. Кагул. Кроме имеющихся гербарных сборов (Оргеевский р-н, окр. с. Фуручены; Страшенский р-н, окр. ж.-д. ст. Быковец и окр. с. Скорены; окр. г. Кагул и Вулканештский р-н, окр. с. Чумай) нами собран этот вид вдоль ж.-д. путей от ст. Ревака до ст. Гидигич, 24 X 1989, и в черте Кишинева (довольно часто), 8 VIII 1989. В последние годы это растение стало в центральной части Молдавии настолько массовым, что его заросли в некоторых местах производят впечатление естественных.

Panicum milliaceum L. Антропофит сегетальный. Родина Китай, Монголия. В последней сводке по флоре Молдавии указывается, что это вид культивируется как пищевое растение, иногда переходит на сорные места, без указания местонахождения (Гейдеман, 1986). В последние годы часто встречается как сорное в посевах пропашных и зерновых культур, в садах, вдоль дорог и на рудеральных местах, где иногда является субдоминантом и доминантом. Нами отмечено несколько местопроизрастаний этого вида на территории Молдавии: окр. с. Садово Каларашского р-на (в плодовом саду), 10 VII 1983; окр. с. Кобань Глодянского р-на (в пропашных культурах, в большом количестве), 11 VII 1986 и 26 VI 1989; окр. с. Цауль Дондюшанского р-на (на свекловичном поле), 22 VII 1989; у ж.-д. ст. Унгены, 15 VII 1988, и во многих местах в черте Кишинева, 3 X 1989. Имеет тенденцию к расширению ареала.

Echinochloa frumentacea Link. Вдоль ж.-д. путей от ст. Кишинев до ст. Реваки и в черте Кишинева, 15 X 1987. Родина этого вида Восточная Азия. Ближайшие местонахождения ежовника хлебного, еще не приводившегося в качестве адвентивного растения, находятся на территории УССР (выращивается на опытных станциях в коллекционных посевах и на пришкольных участках в южных степных районах и в Закарпатье) (Прокудин, 1987). Для территории Молдавии приводится впервые.

Sorghum halepense (L.) Pers. Кишинев, на газоне улицы, 10 XI 1989. Средиземноморский вид. Один из наиболее устойчивых и злостных сорняков, особенно пропашных культур. Включен в число 18 видов наиболее злостных сорняков мирового земледелия. Размножается хорошо как семенами, так и вегетативно (корневищами). На территории Молдавии впервые был обнаружен как сорное в 1926 г. в Вулканештском р-не, окр. с. Бурлачены (Savulescu, Rayss, 1934). Позже сборы этого вида были повторены (Кононов, Шабанова, 1978).

Ornithogalum kochii Parl. Единичными экземплярами встречается на степных склонах близ с. Кобань Глодянского р-на, 17 V 1988. В Молдавии отмечается для более южных районов (Гейдеман, 1986).

Iris halophila Pall. Встречается изредка в составе степных сообществ в окр. с. Кобань Глодянского р-на, 17 V 1988. Ранее для этой территории не отмечался (Гейдеман, 1986).

Amaranthus hypochondriacus L. Этот вид, родиной которого является тропическая и Северная Америка, впервые приводится нами для Молдавии, хотя он уже давно занесен в Европу и быстро здесь распространяется. Для Румынии первые сборы отмечены из Банат в 1838 г. и с 1898 г. из г. Яссы (Morariu, 1952). Собранные нами растения (окр. с. Хыждиены Глодянского р-на, на поле сахарной свеклы, 4 VII 1989, и окр. с. Суручены Яловенского р-на, вдоль ручья на кукурузном поле, 8 IX 1989) соответствуют признакам *A. hypochondriacus* L. var. *chlorostachys* (Willd.) Thall.

По нашему мнению, щирица хрящеподобная распространена на территории республики более широко по крайней мере в северных и центральных районах. Очевидно, этот вид в большинстве случаев для Молдавии раньше определяли как *A. retroflexus* L. Мы согласны с мнением С. А. Мосякина (1989) о том, что весь цикл — *A. hybridus* s. l. — требует внимательного исследования как в аспекте природно-видовой дифференциации, так и в номенклатурном.

Amaranthus spinosus L. Обнаружен в 1.5 км к востоку от ж.-д. вокзала Кишинев, 3 IX 1987. Этот вид впервые приводится нами для юго-запада европейской части СССР. Родиной этого вида, вероятно, является тропическая Америка, откуда он распространился как рудеральное сорное и культурное растение в тропических и субтропических областях Америки, Африки, Азии и Европы, на север заходит до Канады, Великобритании и Швеции. В СССР этот вид был найден в 1930 г. в Аджарии как рудеральное растение (Гроссгейм, 1945). Нами установлено, что щирица колючая выдерживает конкуренцию с представителями местной флоры, может распространяться транспортными средствами.

Впоследствии может стать на территории Молдавии не только злостным рудеральным, но и сегетальным сорняком.

Spergula arvensis L. Ниспоренский р-н, в 2.5 км к северо-востоку от с. Баланешты, 30 VI 1987. В Молдавии этот вид известен только с Фалештского р-на, гора Мэгура, 28 VII 1975. Возможно, этот вид на территории Молдавии имеет более широкое распространение.

Gypsophyla perfoliata L. Окр. п. г. т. Днестровск, на золоотвале Молдавской ГРЭС, 15 XI 1989. Этот вид отсутствует в «Определителе высших растений Молдавской ССР» (Гейдеман, 1986), и нами приводится по гербарным материалам из окр. с. Гидигич Страшенского р-на (в пойме р. Бык, на лугу, 18 VIII 1963, Г. А. Шабанова). По данным Н. К. Срединского (1872—1873), В. И. Липского (1889), Н. М. Зеленецкого (1891) и И. К. Пачоского (1914), *G. perfoliata* ранее собирался в Бессарабии.

Nesliа paniculata (L.) Desv. Окр. с. Крива Бричанского р-на, 25 VI 1985. Это широко распространенный на территории Европы и Азии вид (Буш, 1939). Встречается в посевах и на рудеральных местах как сорное. Для Молдавии этот вид пока не указывался, однако, вероятно, имеет более широкое распространение на территории республики. Учитывая столь широкое распространение на территории Украины и Румынии, адвентивность этого вида мы ставим под сомнением.

Xanthoxalis dillenii (Jacq.) Holub. Встречается в Росошанском заказнике лекарственных растений Бричанского р-на, вдоль лесных дорог, 3 VIII 1988. Для Молдавии приводится без конкретного пункта местопроизрастания (Гейдеман, 1986). Заносный североамериканский вид. Как адвентивное растение распространен изредка в лесостепной зоне Украины (Протопопова, 1987).

Sida spinosa L. Г. Бельцы, на территории маслоэкстракционного завода, 12 VII 1989; г. Унгены, территория комбината хлебопродуктов, 15 VII 1989. Этот сегетально-рудеральный сорняк III группы приводится нами впервые для юго-западной части территории Советского Союза. Родина — тропическая Америка. Для СССР в качестве заносного растения были зафиксированы отдельные экземпляры в Грузии (Абхазия) и Узбекистане (Гостева, 1987). Возможно распространение этого вида на юге европейской части СССР.

Euphorbia dentata Michx. Вдоль ж.-д. путей у п. г. т. Днестровск, 17 VII 1988. Этот заносный североамериканский карантинный вид в пределах Молдавии был известен из окр. с. Гояны Дубоссарского р-на (устье р. Ягорлык) в качестве сегетального и рудерального сорняка, где встречается довольно плотными скоплениями (Кононов, Шабанова, 1978). При повторном посещении этих мест в 1989. г. мы обнаружили, что этот вид имеет тенденцию к быстрому расширению своего ареала. По имеющимся литературным источникам, вид отсутствует на соседних территориях. Для СССР отмечен только для Ставропольского края (район Кавказских Минеральных вод) (Михеев, 1976).

Smirnium perfoliatum L. В числе нескольких экземпляров впервые встречен на толтровой[1] гряде в составе естественной растительности в окр. с. Кобань Глодянского р-на, 6 VII 1986. В СССР встречается в Крыму и на Кавказе, за его пределами — в Средиземноморье, на Балканском п-ове и в Малой Азии. Отмечен для Средней Европы, но как заносное растение (Пояркова, 1950). В Румынии как дикорастущее растение встречается в ряде южных округов (Todor, 1958). Вполне вероятно, что и в Припрутской лесостепи Молдавии является естественным компонентом фитоценозов толтр.

Ipomoea hederacea (L.) Jacq. Г. Бельцы, на территории маслоэкстракционного завода, 20 VII 1988; г. Унгены, на территории комбината хлебопродуктов, 20 VII 1988; окр. г. Бендеры, на территории маслоэкстракционного завода, 18 VII 1988. Злостный североамериканский карантинный сорняк III группы, экологиче-

[1] Толтры — польское название рифовых скал.

ски опасный (Гостева, 1987). Для Молдавии и соседних территорий приводится впервые.

Dracocephalum moldavica L. Собран юго-восточнее с. Кобань Глодянского р-на, на остепненном склоне, 20 VII 1987. Б. К. Шишкин (1954) указывает, что этот вид культивируется в южных районах СССР и нередко становится сорным растением.

Solanum cornutum Lam. Г. Унгены, на территории комбината хлебопродуктов, 18 VII 1988; г. Бендеры, вдоль железной дороги, 25 VII 1988. Т. С. Гейдеман (1986) приводит этот североамериканский вид для территории Молдавии без указания конкретного местонахождения. В качестве заносного растения он приведен для лесостепной и степной зон Украины (Протопопова, 1973).

Erigeron alpinus L. Г. Кишинев, на газонах, 26 X 1989; на территории свинокомплекса у г. Флорешты, 30 X 1989. Ближайшие естественные местонахождения этого субальпийского и альпийского вида находятся в Карпатах (хр. Черногора; гора Поп Иван Мармарошский). В качестве адвентивного растения ранее не указывался.

Ambrosia atremisifolia L. Г. Кишинев, вдоль железной дороги, 10 IX 1987; п. г. т. Днестровск, вдоль железной дороги, 18 IX 1987; Дубоссарский р-н, с. Новая Комиссаровка, 25 IX 1988; г. Унгены, на территории завода хлебопродуктов, 15 VII 1988 и 17 VII 1989; г. Бендеры, на территории маслоэкстракционного завода, 16 VII 1988 и 18 VII 1989. Точных сведений о том, когда этот вид попал на территорию Молдавии, нет. По имеющимся гербарным материалам, он обнаружен у нас в республике только в самое последнее время (30 VI 1970), несмотря на то что завезен в Европу в 1873 г. (Протопопова, 1973). На Украине амброзия полыннолистная впервые появилась на ст. Кудашевка Днепропетровской обл. в 1914—1918 гг., где ее выращивали как лекарственное растение (Марьюшкина, 1986). На территории Румынии обнаружена впервые в 1910 г. в Оршове (Nyarady, 1964). В условиях Молдавии хорошо развивается, обильно плодоносит и имеет тенденцию к расширению ареала.

A. trifida L. Г. Бельцы, на территории маслоэкстракционного завода, 19 VI 1988; г. Унгены, на территории завода хлебопродуктов, 18 VII 1988. Этот североамериканский вид впервые приводится для Молдавии, хотя он уже давно занесен в Европу. В СССР встречается как сорное в приморской полосе Абхазии, на плантациях и по берегам рек (Смольянинова, 1959). Обнаружен также в Днепропетровской и Херсонской областях Украины (Протопопова, 1987).

Xanthium pensylvanicum Wallr. Окр. п. г. т. Днестровск, вдоль канала, 16 IX 1987; Кишинев, на территории ботанического сада, 5 IX 1987. Этот широко распространенный на юге Европы североамериканский сорняк в «Определителе высших растений МССР» не приводится (Гейдеман, 1986), хотя известен из Одесской обл. УССР. На территории Молдавии, вероятно, имеет более широкое распространение.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Bloke. Изредка встречается в посевах сельскохозяйственных культур в окр. с. Кобань Глодянского р-на, 3 VII 1988. В последней сводке по Молдавии указывается без конкретного местопроизрастания (Гейдеман, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии // Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1977. С. 15—21. — *Буш Н. А.* Род *Neslia* Desv. // Флора СССР. Т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 602—603. — *Гейдеман Т. С.* Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1986. 637 с. — *Гостева М. И.* Краткие сведения по вредителям, болезням растений и сорнякам, включенным в III группу «Перечня вредителей, болезней растений и сорняков, имеющих карантинное значение в СССР». М.:

Изд-во Госагропрома СССР, 1987. 21 с. — *Дмитриев А. В., Краснов Н. А., Нерогова Р. Т., Теплова Л. П. Hordeum jubatum (Poaceae)* в Чувашской, Марийской и Татарской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 674—676. — *Зеленецкий Н. М.* Отчет о ботанических исследованиях Бессарабии. (1. Уезды Бендерский, Аккерманский и Измаильский). Одесса, 1891. 96 с. — *Ильменских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 8. С. 1221—1224. — *Кононов В. Н., Шабанова Г. А.* Новые и редкие виды флоры Молдавии и их охрана // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 908—911. — *Ларіонов Д. К.* Ценхрус якирцевий (*Cenchrus pauciflorus* Benth.) на Україні // Бот. журн. АН УРСР. 1951. Т. 8, № 3. С. 22. — *Липский В. И.* Исследования о флоре Бессарабии // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. 1889. Т. 10, вып. 2. С. 225—391. — *Марков М. В. Poaceae* // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1979. С. 45—77. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наук. думка, 1986. С. 118. — *Михеев А. Д.* Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных вод // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 607—611. — *Мосякін С. Л.* Флористичні знахідки на Київському Поліссі (УРСР) // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, № 4. С. 66. — *Мосякін С. Л.* Флористичні знахідки в м. Києві та його околицях // Укр. ботан. журн. 1989. Т. 46, № 4. С. 21. — *Пачоский И. К.* Очерк растительности Бессарабии. Кишинев, 1914. 45 с. — *Пояркова А. И.* Род *Smyrnium* L. // Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 221 с. — *Прокудин Ю. Н.* Род *Echinochloa* Beauv. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наук. думка, 1987. 466 с. — *Протопопова В. В.* Адвентивні рослини лисостепу і степу України. Київ: Наук. думка, 1973. 191 с. — *Протопопова В. В.* Роды *Xanthoxalis* Small. и *Ambrosia* L. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наук. думка, 1987. С. 220—328. — *Раков Н. С., Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 5. С. 711—713. — *Смольянинова Л. А.* Род *Ambrosia* L. // Флора СССР. Т. 25. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 520. — *Срединский Н. К.* Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. Одесса, 1872—1873. 291 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Шишкин Б. К.* Род *Dracocephalum* L. // Флора СССР. Т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 463. — *Morariu I. Amarantaceae* // Flora Republicii Populare Romîne. Vol. 1. Ed. Academiei RPR, 1952. P. 586—590. — *Nyarady E. I.* Genul *Ambrosia* L. // Flora Republicii Populare Romîne. Vol. 9. Ed. Academiei RPR, 1964. P. 303. — *Savulescu Tr., Rayss T.* Materiale pentru flora Basarabiei. Bucuresti, 1934. 226 p. — *Todor I. Umbelliferae* // Flora Republicii Populare Romîne. Vol. 6. Ed. Academiei RPR, 1958. P. 414—415.

Кишиневский государственный университет.

Получено 19 I 1990.

УДК 581.9(571.651)

Т. М. Заславская

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T. M. ZASLAVSKAYA. NEW LOCALITIES OF RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE SOUTHERN PART OF THE ANYUISKOYE UPLAND (THE WESTERN CHUKOTKA)

Приводится аннотированный список 54 редких видов растений Анюйского нагорья, обнаруженных в осевой части и предгорьях Олойского хребта и в других горных массивах возле южной границы Анюйского нагорья.

В 1987 г. автор проводила флористические исследования в южной части Анюйского нагорья у границы с Омолонским и Колымским нагорьями. Обследованы территории четырех конкретных флор в различных точках района:

1. Р. Пеженка — верхнее течение близ устья р. Эльдуки (левый средний приток р. Бол. Анюй). Район северных предгорий Олойского хребта со сглаженными формами низкогорного рельефа. Горно-таежная территория с лиственничными редколесьями, покрывающими почти все вершины холмов и гор. Абсолютные высоты от 300 до 500 (максимум 600) м.

2. Р. Кенке — верховья (левый верхний приток р. Пеженки). Район осевой части Олойского хребта с альпинотипным рельефом и обилием ледниковых форм рельефа. Горно-тундровая территория возле верхней границы леса (узкие полоски лиственничных редколесий встречаются у границы территории конкретной флоры на нижних частях бортов речной долины). Абсолютные высоты от 500 до 1200 (максимум 1790) м.

3. Р. Алучин — верхнее течение близ устья р. Малый Алучин (левый верхний приток р. Бол. Анюй). Горно-тундровая территория с альпинотипным рельефом и обилием ледниковых форм рельефа, расположенная в 30 км к югу от границы леса. В долине реки встречаются отдельные низкорослые деревца ив. Абсолютные высоты от 500 до 1000 (максимум 1400) м.

4. Р. Бургахчан — среднее течение близ устья ручья Тальничкового (левый верхний приток р. Бол. Анюй). Горно-таежная территория с низкогорным рельефом. Лиственничные редколесья покрывают все склоны и невысокие вершины гор. Абсолютные высоты от 200 до 600 (максимум 800) м.

Ниже приводится список редких растений Анюйского нагорья с перечнем новых местонахождений, дополняющих сводку Т. М. Заславской и В. В. Петровского (1985). Для каждого вида указаны: пункты сбора вида, особенности его экологии и распространения на территории конкретной флоры, принадлежность к географической группе (согласно системе Б. А. Юрцева и др., 1979), наличие и характер границы ареала вида, проходящей по территории Анюйского нагорья. Названия видов приводятся в соответствии с вышеназванной сводкой.

1. *Gymnocarpium continentale* (Petr.) Pojark. Пеженка. Восточносибирско-западноамериканский бореальный вид. В горно-таежных районах Анюйского нагорья становится нередким видом. Селится на щебнистых склонах увалов, обращенных в долину реки, на открытых береговых обрывах.

2. *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl. Алучин. Сибирско-американский гипоарктомонтанный вид. В южной и юго-восточной частях Анюйского хребта, южнее долины р. Бол. Анюй оказался значительно чаще встречаемым видом, чем в тундровых районах. Растет на карнизах скалистых выходов горных пород в долине р. Малый Алучин.

3. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. Кенке, Алучин. Циркумполярный арктобореальный вид. Встречается очень редко в сухих луговинах и среди зарослей ив на надпойменных террасах и у подножий бортов речных долин.

4. *Equisetum pratense* Ehrh. Пеженка, Бургахчан. Циркумполярный арктобореальный вид. Произрастает в травяных (часто хвощевых) с шиповником тополевых и ивовых рощах на пойменных террасах рек, реже на осоково-зеленомошных кочкарных болотцах в долинах рек.

5. *Juniperus sibirica* Burgsd. Пеженка, Алучин. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Довольно редко встречается на сухих обрывистых теплых склонах бортов речных долин или сопок, обращенных в долину реки.

6. *Alopecurus aequalis* Sobol. subsp. *aristulatus* (Michx.) Tzvel. Алучин. Амфиокеанический бореальный вид. Встречается на песчаных и глинистых отмелях в пойме реки, очень редко.

7. *Trisetum molle* Kunth. Кенке, Бургахчан. Восточносибирско-американский бореальный вид. Растет среди зарослей пойменных кустарников, на прогалинах между ними, реже на открытых галечниках.

8. *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag. Пеженка, Кенке, Алучин. Восточносибирский арктобореальный вид. Южнее долины р. Бол. Анюй становится довольно часто встречаемым растением. Растет в умеренно сухих

травяных и травяно-кустарничковых сообществах на надпойменных террасах рек; обилен в сообществах с *Leymus interior*.

9. *Pleuropogon sabinii* R. Br. Пеженка, Алучин, Бургахчан. Восточноамерикан-ско-евразиатский арктоальпийский вид. Редко, но иногда очень обильно, встречается на отмелях и в мелководьях в долинах рек.

10. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. Бургахчан. Сибирско-американский бореальный вид. Произрастает на сырых участках в поймах рек, иногда в составе сырых лугов из *Arctophila fulva* или *Pleuropogon sabinii*.

11. *Roegneria jacutensis* (Drob.) Nevski. Пеженка, Алучин. Восточносибирско-западноамериканский бореальный вид. Встречается на галечниках в пойме реки, по обрывистым краям надпойменных террас.

12. *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey. Пеженка. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Встречается на закустаренных кочкарных болотах на надпойменных террасах рек.

13. *Kobresia sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. Кенке. Третье местонахождение этого сибирско-западноамериканского арктоальпийского вида на Западной Чукотке. Растет в условиях умеренного увлажнения в полосах обогащенного стока на щебнистых склонах южных экспозиций, реже — в щебнистых разнотравно-дриадовых тундрах.

14. *Carex capitata* L. Алучин. Циркумполярный арктобореальный вид. Очень редкое растение, но иногда встречается в большом обилии — содоминирует в осоково-моховых тундрах (с *Carex atrofusca*, *C. podocarpa*, *C. lugens*, *Kobresia simpliciuscula*) в сырых низинах на пойменных террасах рек, обычно вблизи крупных наледей.

15. *C. curta* Good. (*C. canescens* auct.). Пеженка. Циркумполярный бореальный вид. В Анюйском нагорье проходит северная граница ареала вида. Растет на сырых участках возле мочажин и озерков на заболоченных надпойменных террасах.

16. *C. glacialis* Makenz. Кенке. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто встречается на сухих незадернованных щебнистых склонах, седловинах и невысоких плоских вершинах гор, иногда в сухих кустарничковых тундрах на моренах в осевой части Олойского хребта.

17. *C. norvegica* Retz. Пеженка, Кенке, Алучин. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. В тундровых районах нагорья проходит северная граница ареала вида. Растет в травяно-кустарничковых тундрах по бортам и на террасах речных долин, реже — в пойменных луговинах.

18. *C. pallida* C. A. Mey. Пеженка, Кенке, Алучин. Восточносибирский бореальный лугово-лесной вид. На территории Анюйского нагорья встречается только в лесотундровых и горно-таежных районах бассейна среднего течения р. Бол. Анюй (реки Айнахкурген, Чимчемемель). В нагорье проходит северная граница ареала вида. Растет в пойменных луговинах и зарослях кустарников, в кустарничково-моховых тундрах на речных террасах, реже — в заболоченных тундрах на горных склонах (только в их нижней части), часто — на колеях старых дорог в долинах рек.

19. *C. rhynchophysa* C. A. Mey. Пеженка. Евразиатский бореальный вид. Встречается в сырых мочажинах и по краям озерков на заболоченных надпойменных террасах.

20. *C. tenuiflora* Wahl. Пеженка, Алучин, Бургахчан. Циркумполярный бореальный вид. В тундровой части нагорья проходит северная граница ареала вида. Произрастает по краям мочажин и озерков на заболоченных речных террасах, в сырых осоково-моховых тундрах у озер на моренах.

21. *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv. Пеженка, Кенке. Сибирский гипоарктомонтанный вид. Встречается в кустарничково-моховых тундрах в долинах рек в осевой части Олойского хребта, чаще — в осоково-моховых сырых болотцах с подтоком обогащенных вод, на старых дорогах в долинах рек.

22. *Juncus albescens* (Lange) Fern. (определение В. В. Петровского). Кенке. Восточносибирско-американский гипоарктомонтанный вид. Найден однажды в полосе обогащенного стока в осоково-моховой тундре (*Carex atrofusca, C. williamsii, Kobresia sibirica*) на южном склоне горы в осевой части Олойского хребта.

23. *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. Алучин. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Найден однажды на сфагновых дернинах в осоково-моховом болотце вокруг озера на морене.

24. *Smilacina trifolia* (L.) Desv. Пеженка, Бургахчан. Восточносибирско-американский бореальный вид. В нагорье проходит северная граница ареала вида. Растет на торфянистых оголенных участках кочкарных болот на надпойменных террасах рек, реже — в моховых дернинах травяно-моховых болот в долинах рек.

25. *Salix bebbiana* Sargent. Пеженка. Циркумполярный бореальный вид. В тундровой части Анюйского нагорья проходит северная граница ареала вида. Очень редко отмечается на береговых мелкоземистых обрывах реки южных экспозиций.

26. *Betula platyphylla* Sukacz. Пеженка. Сибирский бореальный вид. Небольшие рощицы низкорослых (до 2.5 м выс.) деревьев встречаются на южных обрывистых склонах гор, обращенных в долину реки, и по бортам речных долин.

27. *Urtica angustifolia* Fisch. et Hornem. Пеженка, Кенке. Восточносибирский бореальный вид. Растет на каменистых южных склонах сопок, у останцов в нижнем поясе гор, редко — в сырых луговинах среди пойменных рощ и кустарников.

28. *Rumex acetosa* L. subsp. *pseudoxyria* Tolm. Кенке. Восточносибирский арктический вид. Очень редко отмечается в сухих разнотравных луговинах на мелкоземистых участках в верхней части южных склонов невысоких гор.

29. *Silene acaulis* (L.) Jacq. Кенке. Чукотско-западноамериканский метаарктический вид. В нагорье проходит западная граница ареала вида. Растет в травяно-кустарничково(*Cassiope tetragona, Dryas punctata*)-моховых тундрах в полосах стока на холодных склонах сопок в осевой части Олойского хребта.

30. *Lychnis sibirica* L. subsp. *samojedorum* Sambuk. Кенке, Алучин. Сибирский гипоарктический лугово-степной подвид. Очень обилен в луговинах на теплых щебнистых склонах сопок (на мелкоземистых высыпках), в нижних частях осыпей у останцов.

31. *Trollius chartosepalus* Schipcz. Кенке, Алучин. Чукотско-охотский метаарктический вид, имеющий в нагорье северо-западную границу своего ареала. Нередок в нивальных луговинах и тундрах у горных ручьев и по полосам стока на северных склонах сопок.

32. *T. membranostylis* Hult. Кенке, Алучин. Чукотско-охотский арктический вид. В нагорье проходит северо-западная граница ареала вида. Встречается редко в луговинах среди зарослей кустарников у русел горных речек, на моховых дернинах.

33. *Dicentra peregrina* (Rudolph.) Makino. Кенке, Алучин. Чукотско-охотский гипоарктомонтанный вид. В нагорье проходит северо-западная граница ареала вида. Растет на щебнистых склонах сопок в верхнем поясе гор, обилен на щебне морен и сухих песчаных участках в долинах горных речек.

34. *Barbarea orthoceras* Ledeb. Пеженка, Алучин. Восточносибирско-американский бореальный вид. Растет в луговинах и на прогалинах среди пойменных рощ и лесов, на песчано-глинистых отмелях рек и озерков.

35. *Sedum aizoon* L. subsp. *kamtschaticum* (Fisch.) Hult. Алучин. Чукотско-охотский гипоарктический вид. В нагорье проходит северо-западная граница ареала вида. Растет на мелкоземистых осыпях на крутых щебнистых южных склонах сопок, среди петрофитного разнотравья (на высотах около 900 м над ур. м.).

36. *Rubus sachalinensis* Levl. Пеженка. Евразиатский бореальный горно-лесной вид. Растет на щебнистых южных склонах сопок в полосе кедровника и на береговых обрывах южных экспозиций.

37. *Oxytropis leucantha* (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz. Кенке. Восточносибирский гипоарктический подвид. Иногда бывает очень обилен в травяно-кустарничковых (дриадовых в основном) тундрах на щебнистых склонах и седловинах сопок в осевой части Олойского хребта.

38. *Vicia macrantha* Jurtz. Пеженка. Восточносибирский гипоарктический вид. В нагорье проходит восточная граница ареала вида. Растет на галечниках реки, среди зарослей молодых кустарников ивы, чозении и тополя.

39. *Epilobium palustre* L. Пеженка. Циркумполярный бореальный вид. Растет на сырых пойменных террасах реки, в мочажинах болот на надпойменных террасах рек.

40. *Rhododendron aureum* Georgi. Пеженка, Кенке, Алучин. Восточносибирский бореальный вид. В нагорье проходит северная граница ареала вида. Южнее долины р. Бол. Анюй в пределах крупных горных массивов становится нередким растением. Встречается в травяно-кустарничковых моховых тундрах на закрытых северных склонах и седловинах сопок, часто у подножий горных склонов и на нивальных местообитаниях возле горных ручьев. Иногда образует травяно-моховые низкорослые (15—30 см выс.) кустарничковые (рододендроновые) тундры, занимающие подчас довольно большие (по северным масштабам) площади на шлейфах холодных склонов внутри горного кольца. Аспектирует при цветении.

41. *Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm. Кенке, Алучин. Восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. На южной окраине нагорья становится довольно обычным растением. Встречается на всех высотных уровнях от днищ речных долин до плоских щебнистых вершин сопок в диапазоне от сухих теплых до умеренно сырых холодных условий произрастания, т. е. является здесь видом с широкой экологической амплитудой.

42. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Пеженка, Кенке, Алучин, Бургахчан. Циркумполярный бореальный вид. Нередок на сфагновых дернинах в кустарниковых заболоченных зарослях и лесах на днищах речных долин.

43. *Gentiana barbata* Froel. Кенке, Алучин. Сибирско-западноамериканский бореальный вид. Растет в луговинах среди зарослей кустарников и на сырых моховых участках среди кустарниковых тундр в долинах рек, редко в осоково-моховых тундрах по старым руслам рек.

44. *Menyanthes trifoliata* L. Пеженка. Циркумполярный бореальный вид. Встречается в сырых мочажинах и в озерках на заболоченных надпойменных террасах рек.

45. *Castilleja rubra* (Drob.) Rebr. Пеженка, Кенке, Алучин, Бургахчан. Восточносибирский бореальный вид. В горно-таежных районах нагорья становится обычным видом. Селится на сухих галечных террасах рек, иногда среди пойменных кустарников и в разнотравно-злаковых луговинах и рощах.

46. *Utricularia vulgaris* L. subsp. *macrorhiza* (Le Conte) Clausen. Пеженка. Чукотско-американский бореальный подвид. Растет в крупных мелководных озерах на надпойменных террасах рек.

47. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. Пеженка, Кенке. Редко, но иногда очень обильно среди зарослей ив и ольхи в долине реки и в нижних частях береговых склонов, на пологих горных склонах.

48. *Campanula langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey. Пеженка — среднее течение. Сибирский бореальный вид. В нагорье проходит северо-восточная граница ареала вида. Встречен только на береговых обрывах южных экспозиций за пределами конкретной флоры «Пеженка».

49. *Aster sibiricus* L. s. l. Бургахчан. Евразиатско-западноамериканский арктобореальный вид. Отмечен в луговинах на пойменных и надпойменных террасах реки, реже — в рощах в долине реки.

50. *Senecio integrifolius* (L.) Clairv. s. l. Кенке. Евразиатский арктобореальный степной вид. Растет в разнотравных луговинах на теплых щебнисто-мелкоземистых склонах сопок. Осень обилен, часто вместе с *Arnica frigida* создает желтый аспект в этих сообществах.

51. *S. kjellmannii* A. Pors. Кенке. Чукотско-западноамериканский метаарктический вид. Самое западное местонахождение вида на Чукотке, имеющего в нагорье западную границу ареала. Встречается в полосах обогащенного стока на защищенных горных склонах внутри горного кольца в осевой части Олойского хребта.

52. *Saussurea oxyodonta* Hult. Кенке. Алучин. Чукотско-охотский гипоарктический вид. Растет в разнотравно-злаковых луговинах на надпойменных террасах рек и в зарослях кустарников, реже — в кочкарных закустаренных пушицевых тундрах.

53. *S. schanginiana* (Wydl.) Fisch. ex Herb. Кенке. Восточносибирский гипоарктомонтанный вид. Встречается в луговинах возле останцов и на карнизах скал-выходов горных пород на бортах речных долин.

54. *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim. Пеженка. Евразиатский бореальный вид. Растет в разнотравно-злаковых луговинах в рощах и среди кустарников на пойменных террасах рек.

Полный список видов будет опубликован позднее.

Как видно из приведенного перечня, среди раритетов Анюйского нагорья встречаются виды всех широтных географических групп — от арктических до бореальных, что несомненно обусловлено расположением района в полосе контакта Арктической и Бореальной флористических областей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заславская Т. М., Петровский В. В. Редкие и эндемичные виды флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 106—130. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1 и 2. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 5. С. 111—122; № 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 26 III 1990 г.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.75 : 582.475

Е. Н. Муратова, Н. С. Медведева, Т. С. Седельникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE*

E. N. MURATOVA, N. S. MEDVEDEVA, T. S. SEDELNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *PINACEAE* FAMILY

Abies sibirica Ledeb., **2n=24.** Томская обл., Чаинский лесхоз, 1984 г., сборы лесхоза; окр. г. Красноярска, 60 км вдоль ж.-д. полотна на запад, 1986 г., Муратова.

Larix gmelinii Rupr., **2n=24.** МНР, хр. Эрэн-Даба, 70 км северо-восточнее с. Баян-Ула, выс. 1000 м над ур. м., 1983 г., лесной отряд Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции.

* *L. ochotensis* B. Kolesn., **2n=24.** Магаданская обл., Тауйский лесхоз, Тауйское лесничество, 1985 г., сборы лесхоза.[1]

L. sibirica Ledeb., **2n=24.** Восточно-Казахстанская обл., Катон-Карагайский лесхоз, 1982 г., сборы лесхоза; Восточно-Казахстанская обл., Маркакольский лесхоз, 1982 г., сборы лесхоза; Красноярский край, Хакасская автономная обл., Сонский лесхоз, Сонское лесничество, 1983 г., сборы лесхоза; Тувинская АССР, Шагонарский лесхоз; то же Балгазынский лесхоз; то же окр. оз. Чеготай, 1984 г., Сунцов; МНР, горная система Хангай, Тосонцэнгелское лесничество, выс. 1800—2000 м над ур. м.; МНР, пойма р. Чулуут, выс. 2200 м над ур. м.; МНР, окр. пос. Солготоин-Даба, около Радужного перевала, 2400 м над ур. м., верхняя граница леса, 1983, 1986 г., лесной отряд Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции; окр. Академгородка г. Красноярска, левый берег Енисея, 1986 г., Муратова; Бурятская АССР, Закаменский лесхоз, 1983 г., сборы лесхоза.

L. sukaczewii N. Dyl., **2n=24.** Удмуртская АССР, Граховский лесхоз, 1982 г., сборы лесхоза; Свердловская обл., Новолялинский лесхоз, Шайтанское лесничество, 1982 г., сборы лесхоза; Башкирская АССР, Белорецкий р-н, пос. Тирлян, Тирлянский лесхоз, 1985 г., сборы лесхоза.

Picea obovata Ledeb., **2n=24.** Якутская АССР, окр. пос. Хандыга; то же окр. г. Алдан; то же окр. г. Нюрба; то же окр. пос. Сангары; то же окр. пос. Чагда (зона предполагаемой гибридизации с *P. ajanensis* Fisch. ex Carr.), 1986 г., экспедиция Института биологии ЯНЦ СО АН СССР; окр. г. Красноярска, 60 км вдоль ж.-д. полотна на запад, 1986 г., Муратова. **2n=24, 24+1 B.** Якутская АССР, окр. г. Ленск, 1984 г., экспедиция Института биологии ЯНЦ СО АН СССР.

Pinus cembra L., **2n=24.** Чехословакия, Высокие Татры, 1988 г., Пауле.

P. pumila (Pall.) Regel, **2n=24.** Якутская АССР, окр. г. Жиганск, 1980 г., Степанов; Бурятская АССР, Баргузинский р-н, 4 км от пос. Улюн, гольцы на берегу р. Улюн, 1984 г., Шемберг.

[1] Число хромосом определено впервые.

P. sibirica Du Tour, **2n=24.** Тюменская обл., пос. Урманный, Ханты-Мансийский лесхоз, 1978 г., сборы лесхоза; Тюменская обл., Березовский лесхоз, Казымское лесничество, 1979 г., сборы лесхоза; окр. г. Красноярска, 60 км вдоль ж.-д. полотна на запад, 1986 г., Муратова.

P. sylvestris L. subsp. *kulundensis* Sukacz., **2n=24.** Бурятская АССР, Кяхтинский лесхоз; то же Новоселенгинский лесхоз, 157-й км тракта Улан-Удэ—Кяхта, 1978, 1983, 1987 гг., экспедиция Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР.

P. sylvestris L. subsp. *sibirica* Ledeb., **2n=24.** Красноярский край, окр. г. Минусинска, 1977 г., Черепнин; Красноярский край, Туруханский р-н, окр. с. Сургутиха, 1977 г., Ирошников; окр. г. Красноярска, 38-й км Енисейского тракта, стационар Института леса и древесины СО АН СССР «Погорельский бор», 1986 г., Зубарева; Якутская АССР, пригородная зона г. Якутска, окр. пос. Сергелях, 1986 г., Медведева; г. Якутск, Ботанический сад Института биологии ЯНЦ СО АН СССР, 1986 г., Медведева; окр. г. Якутска, 15-й км Покровского тракта, 1986 г., Медведева; Томская обл., Бакчарский лесхоз, болотный массив верхового типа; то же Тимирязевский лесхоз, болото низинного типа «Жуковское»; то же Тимирязевский лесхоз, окр. пос. Головинка, 1986 г., экспедиция Института леса и древесины СО АН СССР.

Образцы сборов разных видов сосны и лиственницы, пихты сибирской хранятся в Институте леса и древесины СО АН СССР, ели сибирской — в Институте биологии ЯНЦ СО АН СССР.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск,
Институт биологии ЯНЦ СО АН СССР,
Якутск.

Получено 15 II 1990.

УДК 576.316.7 : 582.4/9 : 635.965.285.3(571.1/5.)

Н. В. Фризен

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ALLIACEAE* ИЗ СИБИРИ

N. W. FRIËSEN. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *ALLIACEAE* FAMILY FROM SIBERIA

Все перечисленные ниже гербарные образцы собраны автором и хранятся в Гербарии им. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, Новосибирск (NS).

Allium altaicum Pall., **2n=16.** Тувинская АССР, Овюрский р-н, хр. Цаган-Шибету, верховье р. Барлык, H=2500 м над ур. м., 1989 г.

A. anisopodium Ledeb., **2n=16.** Тувинская АССР, Эрзинский р-н, 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.

A. austrosibiricum Friesen, **2n=16.** Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, р. Качик в 10 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.; Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, 17 км на северо-запад от пос. Хандагайты, 1989 г.; Монгун-Тайгинский р-н, р. Каргы в 6 км ниже пос. Мугур-Аксы, 1989 г.

A. burjaticum Friesen, **2n=32.** Бурятская АССР: Селенгинский р-н, хр. Хамар-Дабан, в 15 км на запад от пос. Бараты, 1987 г.; Кяхтинский р-н,

р. Чикой в 15 км ниже пос. Чикой, 1987 г. Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, бассейн р. Качик, р. Таргы в 6 км от устья, 1989 г.; 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.

A. eduardii Stearn, **2n=16.** Тувинская АССР, Эрзинский р-н, 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.

A. gubanovii R. Kam., **2n=32.** Бурятская АССР, Северобайкальский р-н, хр. Байкальский, верховье р. Мужинай, 1988 г.

A. malyschevii Friesen, **2n=16.** Бурятская АССР: Закаменский р-н, хр. Хангарульский, верховье р. Оронгодой, 1987; Окинский р-н, Восточный Саян, хр. Китойский, верховье р. Саган-Сайр, 1986 г., Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, верховье р. Нарын, 1989 г.

A. microdictyon Prokh, **2n=16.** Бурятская АССР, оз. Байкал, п-ов Святой Нос, окрестности д. Монахово, 1987 г.

A. mongolicum Regel, **2n=16.** Тувинская АССР, Эрзинский р-н, 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.

A. monadelphum Turcz. ex Kunth, **2n=16.** Бурятская АССР, Окинский р-н, Восточный Саян, хр. Китойский, верховье р. Арлык-гол, 1986 г.

A. nutans L., **2n=32.** Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, р. Сайлюгем, 1989 г.

A. rubens Schrad. ex Willd., **2n=16.** Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, р. Сайлюгем, 1989 г.; Онгудайский р-н, устье р. Чуи, 1989 г.

A. schoenoprasum L., **2n=16.** Иркутская обл., Слюдянский р-н, хр. Приморский, низовье р. Половинная, 1987 г. Бурятская АССР, Северобайкальский р-н, хр. Северо-Муйский, верховье р. Ангаракан, в 10 км выше пос. Тонельный, 1988 г.

A. senescens L., **2n=32.** Бурятская АССР: Кяхтинский р-н, р. Чикой в 15 км ниже пос. Чикой, 1987 г.; Баунтовский р-н, р. Бол. Амалат, пос. Байса, 1986 г.

A. senescens L. subsp. *glaucum* (Schrad.) Friesen, **2n=16.** Тувинская АССР, Эрзинский р-н, 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.

A. splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, Джидинское нагорье, среднее течение р. Харагун, 1986 г.; Северобайкальский р-н, хр. Байкальский, среднее течение р. Мужинай, 1988 г.; Тункинский р-н, хр. Мунку-Сардык, р. Белый Иркут, 1986 г, **2n=40.** Иркутская обл. Ольхонский р-н, оз. Байкал, мыс Рытый, 1986 г.

A. tuvinicum Friesen, **2n=16.** Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, р. Качик в 10 км от границы с Монголией, 1989 г.; Эрзинский р-н, 20 км от пос. Эрзин по дороге Эрзин—Самагалтай, 1989 г.; Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, 17 км на северо-запад от пос. Хандагайты, 1989 г.

A. vodopjanovae Friesen, **2n=16.** Тувинская АССР, Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, 17 км на северо-запад от пос. Хандагайты, 1989 г.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 1 III 1990.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 581.5

ПАМЯТИ ВАССИАНА СЕРГЕЕВИЧА ПОРФИРЬЕВА (10 XII 1907—22 II 1990)

V. V. BAIDERIN. IN THE MEMORY OF VASSIAN SERGEYEVICH PORFIRIYEV (10 XII 1907—22 II 1990)

22 февраля 1990 г. после тяжелой и продолжительной болезни скончался Вассиан Сергеевич Порфирьев, член Всесоюзного Ботанического общества, доктор биологических наук, профессор кафедры охраны природы и биогеоценологии Казанского государственного университета (ныне преобразованной в экологический факультет КГУ).

Вассиан Сергеевич родился 10 декабря 1907 г. в Москве в семье историка С. И. Порфирьева. По окончании школы II ступени в Казани в 1925 г. В. С. поступил на биологическое отделение физико-математического факультета Казанского университета и начал специализироваться по ботанике у профессора А. Я. Гордягина. Со II курса В. С. включается в научную работу. Он участвует в геоботанических экспедициях Ботанического кабинета КГУ по исследованию растительности закамских районов Татарии, принимает деятельное участие в работе студенческого кружка «Любители природы» (член президиума ботанической секции, секретарь кружка). Окончив университет, В. С. летом 1930 г. в должности начальника геоботанической экспедиции Татарского научно-исследовательского экономического института по заданию Татлесоустройства проводит геоботаническое и типологическое обследование Елабужского лесничества Татреспублики, а осенью 1930 г. становится аспирантом А. Я. Гордягина по специальностям геоботаника и систематика растений. Являясь одновременно начальником геоботанической экспедиции Уральского Госземтреста с производственным участком в Сарапуле, В. С. в 1932—1933 гг. руководит геоботаническими экспедициями по обследованию сорно-полевой растительности, лесов и кормовых угодий ряда предуральских районов Уральской области. По окончании работ на Урале в 1933—1934 гг. В. С. проводит геоботаническое обследование Камско-Устьинского и Первомайского районов Татреспублики.

Уже в первых самостоятельных работах, в частности в «Очерке сорно-полевой растительности районов Предуралья» (1934, 3 п. л.), В. С. заявил себя как серьезный исследователь. В отзыве на эту работу профессор В. И. Баранов выразил мнение, что очерк вполне мог быть представлен в качестве кандидатской диссертации. Однако уже в те годы внимание В. С. начали привлекать вопросы изучения хвойно-широколиственных лесов, которым он уделяет все больше времени и сил.

Оставаясь аспирантом, В. С. не прерывает работу на производстве. После Уральского Госземтреста он в 1933 г. (до сентября 1935 г.) становится начальником геоботанического отряда Отдела землеустройства и мелиорации Татнаркозема (Казань). В апреле 1935 г. В. С. переходит на научно-педагогическую работу в Казанский педагогический институт (в те годы Татарский педагогический).

Углубленное познание хвойно-широколиственных лесов было прервано войной. В эти годы В. С. занимается обследованием растительных ресурсов как оборонного сырья (лекарственного, кормового и технического). В 1941—1943 гг. он изучает заросли шиповника в Елабужском, Бондюжском и Челнинском районах Татарии, исследует ресурсы видов-дубителей и инсектицидов, в приказанской зоне — кормовые угодья. Эта работа проходила в русле деятельности Совета по изучению производительных сил (СОПС) АН СССР, Волжско-Камской комиссии АН СССР по мобилизации природных ресурсов на нужды обороны, Московского ботанического сада АН СССР. Однако и в военные годы В. С. не оставляет работу по любимой теме, и в январе 1944 г. в Ученом совете биологического факультета Казанского университета успешно защищает кандидатскую диссертацию на тему «Темнохвойно-широколиственные ассоциации северо-востока Татарии».

В начале 50-х гг., в связи с планами крупномасштабных преобразований природы, в круг научных интересов В. С. включаются вопросы о возможных последствиях сооружения на Волге и в низовьях Камы Куйбышевского водохранилища. Еще до начала затопления (начато в 1956 г.) в статье «К проблеме изменения типов лесов Волжско-Камской долины в условиях Большой Волги» (1953) В. С. с прямотой, требовавшей в те годы немалого мужества, предупреждал об обреченности целого ряда местоположений, о перспективе выпадения осокоревых и вязовых насаждений и замещения их зарослями черной ольхи, о предстоящем ухудшении роста сосны, повышении ее фаутности, а затем и выпадении.

В поле зрения В. С. продолжают оставаться вопросы охраны природы. Он участвует в учреждении единственного в Татарии Волжско-Камского заповедника (1960), позволившего сохранить Раифский лесной массив, имеющий эталонное лесотипологическое значение. В 1969 г. В. С. становится профессором впервые созданной в стране кафедры охраны природы и биогеоценологии Казанского университета (первый заведующий — проф. В. А. Попов), продолжив, таким образом, в университете традиции геоботанической школы, у истоков которой стоял А. Я. Гордягин. Здесь В. С. руководит работой студентов и аспирантов по разнообразной эколого-природоохранной тематике. Однако научная работа самого В. С. по-прежнему остается в русле познания хвойно-широколиственных лесов, углубленно изучаемых в комплексных работах на парцеллярном уровне. Лесам же посвящена и деятельность В. С. по выявлению и учреждению памятников природы в Татарии, таких как темнохвойные ценозы истоков р. Казанки, Мешебашское лесничество, Большой Бор, Кзыл-Тау, Игимский Бор, Берсутские пихтарники, Горный сосняк, Тархановские дубравы. В природоохранной деятельности В. С. постоянно сотрудничает с Татарским республиканским Советом Всероссийского общества охраны природы, являясь членом Президиума.

На протяжении всей своей научной деятельности В. С. вел обширную педагогическую работу. Еще в 1932—1933 гг., будучи аспирантом и занимаясь геоботаническим обследованием районов Татарии, В. С. одновременно руководит производственной практикой студентов-геоботаников КГУ. В педагогическом институте, работая ассистентом (1935—1938), старшим преподавателем (1938—1945), а с 1945 г. доцентом, В. С. ведет лекционные, лабораторные и полевые занятия по курсам географии растений, систематики и морфологии растений, морфологии и анатомии растений. В университете он читает курсы по геоботанике, растительным ресурсам, ведет обширную полевую практику в Раифской лесной даче, сопровождаемую учебно-экспедиционными выездами со студентами в ключевые участки лесов Волжско-Камского края.

Через всю научную деятельность В. С., одного из наиболее ярких учеников и последователей А. Я. Гордягина, проходит «стержневая» проблема познания хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края. Основы этого научно-

го постоянства были заложены, вероятно, еще под влиянием отца, Сергея Ивановича Порфирьева, работа которого «Гранные деревья межевых актов по Казанскому краю за XVI столетие» (1937) позволила на основе архивно-исторического метода судить об изменении ареалов лесообразователей в историческое время. Проблеме лесов Волжско-Камского края подчинены углубленно прорабатывающие ее направления, связанные с изучением ценотической роли отдельных лесообразователей, ели и пихты, а также ценозов, образованных ими (Порфирьев, 1947, 1963, 1972), доминантов и эдификаторов растительного покрова (1968), растительности ключевых участков, в частности Раифы (1968), динамики распространения ели на ее южной границе в Татарии (1984, совместно с В. Т. Шаландиной). Обширный цикл работ в этой области подытоживается в 1970 г., когда В. С. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР успешно защищает диссертацию на тему «Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края».

Одним из главных итогов научной деятельности В. С. является разработка новаторской топо-ценотической системы единиц лесной типологии (Порфирьев, 1950, 1959, 1960, 1962, 1964, 1970). Истоки лесотипологической системы Порфирьева лежат в лесотиполого-фитоценотических представлениях В. Н. Сукачева, развернутых далее в учение о биогеоценозах, во взглядах П. С. Погребняка на тип леса как тип лесорастительных условий, в концепции серий С. Я. Соколова. Критически осмысливая эти построения, В. С. творчески соединил биогеоценотический подход с топологическим, а также принял во внимание процессы динамики ценозов в ходе разнообразных сукцессий в условиях хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края. Это направление работ В. С. развивает глубокую отечественную традицию комплексного изучения природы, восходящую к работам Г. Ф. Морозова и В. В. Докучаева. Детальное изучение состава и структуры ценозов является специфической особенностью отечественной экологической школы в отличие от направления, изучающего не столько состав, сколько закономерности функционирования и итоги работы сообществ (экосистем), также возникшего на отечественной почве (В. В. Докучаев, В. И. Вернадский — в связи с идеей об «организме — вихре атомов» Ж. Кювье), но получившего преимущественное развитие в западной, в частности, американской экологической (не геоботанической) школе (G. Hutchinson, E. Odum). В 1979 г. В. С. совместно с М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной публикует монографию «Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР», замечательную тем, что в ней рельефно намечено слияние ценотического направления с направлением функциональным (в частности, деятельность почвенных беспозвоночных, структура и энергетика животного населения почв в пределах выделенных парцелл).

В. С. завершил свою научную деятельность разработкой представления о ценотических территориальных комплексах, или ЦТК (Порфирьев, 1974, 1977, 1984), отчасти сопоставимых с природно-территориальными комплексами, или ПТК, географов (Солнцев, 1949) и их частями — фациями и урочищами, но при условии пространственного ограничения ПТК лишь теми компонентами, которые входят в состав биогеоценоза. ЦТК, уступая ПТК в объеме, представляет как бы их биогеоценотический компонент. В основе выделяемых ЦТК, в свою очередь, лежит концепция серий и циклов как единиц лесной типологии, получающая конкретную ландшафтно-территориальную привязку. ЦТК, закономерно сменяясь по длинным и пологим склонам водоразделов, что весьма типично для Волжско-Камского края, наполняют конкретным содержанием «экосистему водосборного бассейна» (Одум, 1986). Представление о ЦТК может служить основой для постановки комплексных работ как прикладного, мониторингового характера, так и теоретического, направленного на дальнейшее раскрытие закономерностей структурной организации и функционирования природных систем (экосистем), т. е. того направления, разработку которого В. В. Докучаев называл «высшей и лучшей прелестью естествознания».

В. С. была глубоко свойственна преемственность в науке, тщательность сбора полевого материала, строгость в анализе фактов. Привлекала в нем точность формулировок, осмотрительная неспешность в обдумывании материала вместе с широтой обобщений, свойственной скорее географам, чем ботаникам. Работы В. С. написаны превосходным стилем. Всем, кто имел счастье знать В. С. достаточно близко, весьма импонировала и его любовь к истории культуры, к искусству, в особенности к музыке, тонким ценителем которой он был. В 1978 г. вместе с немногими профессорами КГУ и представителями казанской интеллигенции В. С. протестовал против сноса старинного особняка, который в 1833 г. посетил А. С. Пушкин, будучи в Казани и собирая материалы по истории пугачевского бунта (особняк принадлежал купцу Крупенникову, бывшему в плену у Пугачева). К сожалению, отстоять особняк не удалось. Немало было и других попыток спасти памятники культуры. Столь свойственные В. С. честность, научная добросовестность, всегдашняя мягкость в общении, скромность, даже в некоторой степени застенчивость — запомнились особенно. Эти качества, быстро теряемые пришедшими в науку новыми поколениями, должны охраняться ныне едва ли не с большим тщанием, чем памятники природы. Жизнь и деятельность Вассиана Сергеевича Порфирьева побуждают нас беречь и развивать традиции научной и общечеловеческой культуры.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ В. С. ПОРФИРЬЕВА

1947. К познанию пихтовых ценозов Татарской АССР // Учен. зап. Казан. пед. ин-та. Т. 5. С. 17—34.

1950. Темнохвойно-широколиственные леса Северо-Востока Татарии // Учен. зап. Казан. пед. ин-та. Т. 9. С. 47—119.

1953. К проблеме изменения типов лесов Волжско-Камской долины в условиях Большой Волги // Учен. зап. Казан. ун-та. Т. 113. С. 77—85.

1959. Хвойно-широколиственные леса Волжского-Камского края и Предуралья и вопросы их классификации // Материалы по классификации растительности Урала. Сб. науч. тр. Уральск. фил. АН СССР. Свердловск. С. 43—47.

1960. О классификации смешанных лесов Предуралья // Тр. Ин-та биологии Уральск. фил. АН СССР. Т. 27. С. 71—79.

О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65, вып. 3. С. 93—102.

1961. Елово-широколиственные леса Раифы // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. Т. 64. С. 63—145.

О влиянии Куйбышевского водохранилища на хвойные леса долины Волги // Тез. и краткие сообщ. науч. конф. Казанск. пед. ин-та за 1960 г. Казань: Татгосиздат. С. 76—78.

1962. К вопросу о единицах лесной типологии // Науч. конф. Казанск. пед. ин-та. Сб. тез. и кратких сообщ. Казань: Татгосиздат. С. 56—60.

Сохранить участок таежных лесов в Волжско-Камском крае // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюл. Комиссии по охране природы при Госплане СССР. № 7. С. 33—44.

1963. К синэкологии ели в Татарии // Науч. конф. Казанск. пед. ин-та. Сб. тез. и кратких сообщ. Казань: Татгосиздат. С. 225—233.

Об охране растительных ресурсов Татарии // Природа Татарии и ее охрана. Казань: Татгосиздат. С. 58—73.

1964. Опыт классификации хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края // Бот. журн. Т. 49, № 2. С. 210—222.

Памяти А. О. Плетневой-Соколовой // Бот. журн. Т. 49, № 7. С. 1073—1075. (Совместно с З. М. Кудановой).

1965. Андрей Яковлевич Гордягин (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 61, № 7. С. 1035—1039.

К проблеме биогеоценотического изучения леса // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.: Наука. С. 275—278.

1967. Памяти В. Н. Сукачева // Бот. журн. Т. 62, № 11. С. 1691.

Растительность Волжско-Камского края и вопросы ее охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72, № 1. С. 55—67.

1968. Ботанические исследования на территории Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 1. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 14—19.

К проблеме изучения доминантов и эдификаторов растительного покрова // Уч. зап. Перм. ун-та. Материалы 1-го межвузовского совещ. по биологии и экологии эдификаторов. Пермь. С. 13—19.

Ландшафтно-ценотические связи в растительном покрове Раифы // Материалы итог. науч. сессии, посвященной работам, выполненным в Волжско-Камском заповеднике. Казань: Татгосиздат. С. 12—14.

Некоторые итоги и перспективы изучения растительности Волжско-Камского заповедника // Там же. С. 14—16.

О динамике еловых лесов в Волжско-Камском крае // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во ВПИ. С. 45—47.

Растительность Раифы // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 1. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 106—136.

Сергей Яковлевич Соколов (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 63, № 1. С. 121—130.

1969. О растительном покрове Волжско-Камского заповедника // Природа Волжско-Камского заповедника. Казань: Татгосиздат. С. 52—91.

1970. Страусник как индикатор грунтовых вод // Тез. докл. Всесоюз. симпоз. по вопр. водного обмена растений как элемента круговорота веществ и энергии в основных типах растительности СССР. Лимнол. ин-т АН СССР. Иркутск. С. 143—145.

Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края // Доклад-обобщение опубликованных работ к защите на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Л. 73 с.

1971. Охрана ландшафта и памятников природы // Природа Татарии и ее охрана. Вып. 2. Казань: Таткнигоиздат. С. 141—161. (Совместно с В. И. Гараниным, М. В. Марковым, А. В. Ступишиным).

Проблема охраны растительного покрова и редких видов в Волжско-Камском крае // Вопросы охраны растительных объектов. Л.: Наука. С. 229—232.

1972. Геоботанический метод в лесной типологии // Лесоведение. № 3. С. 90—102.

К истории кафедры ботаники в Казанском пед. ин-те // Учен. зап. КГПИ. Вып. 98. (Совместно с П. Н. Поповым).

О пихте сибирской в лесах Раифы // Тр. Волжско-Камского заповедника. Вып. 2. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 22—29.

Памяти С. Я. Соколова // Бот. журн. Т. 57, № 10. С. 1352. (Совместно с К. В. Николаевой).

1974. Вопросы связи, классификации и районирования растительного покрова // IV Всесоюз. совещ. по классиф. растительности: Тез. докл. Львов. С. 46—48.

1975. Вопросы изучения растительного покрова Татарской АССР и сопряженных территорий // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 1. Сб. науч. тр. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 19—76.

Задачи и принципы подготовки специалистов высшей квалификации по охране природы и биогеоценологии в Казанском университете // Там же. С. 6—18. (Совместно с В. А. Поповым, В. И. Гараниным).

О книге П. Л. Горчаковского «Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала» // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 1. С. 152—154.

1976. Ценотические территориальные комплексы и их значение в экологическом синтезе ландшафта // Тр. IV симпоз. по пробл. экол. исслед. ландшафта. Братислава, ЧССР. С. 1—8.

1977. Берсутские пихтарники // Памятники природы Татарии. Казань: Таткнигоиздат. С. 94—100.

Большой Бор // Там же же. С. 63—76.

Истоки Казанки // Там же. С. 39—54.

Кзыл-Тау // Там же. С. 76—88.

Мешебашское лесничество // Там же. С. 59—63.

Тархановские дубравы // Там же. С. 105—117.

Ценотические территориальные комплексы как элементы пространственной структуры растительного покрова // Тез. докл. V совещ. по классиф. растительности. Новосибирск. С. 69—71.

Южно-таежные памятники природы, Сурнарское лесничество // Охрана природы и биогеоценология. Вып. 2. Сб. науч. тр. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 4—52.

1979. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М.: Наука. 91 с. (Совместно с М. М. Алейниковой, Н. М. Утробиной).

1984. О динамике распространения ели на ее южной границе в Татарской АССР // Биол. науки. № 3. С. 78—82. (Совместно с В. Т. Шаландиной).

О ценотических территориальных комплексах // Бот. журн. Т. 69, № 11. С. 61—68.

1989. Кленовая гора (природно-территориальные комплексы) // Памятники природы Марийской республики. Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во. С. 5—17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986, 328 с. — *Солнцев Н. А.* О морфологии природно-географического ландшафта // Вопр. географии. 1949. Т. 19. С. 61—86.

В. В. Байдерин.

Казанский университет.

Получено 23 IV 1990.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(55) : 582.669.2

Flora der Iranischen Hochlandes und der Umrahmender Gebirge Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. *Caryophyllaceae* I, *Paronychioideae*. II / Chef-redactor K. N. Rechinger. — Gras — Austria: Acad. Druck.-u. Verlagsanstalt, 1989. Lief. 144. 38 S. Tab. 12; 1988. Lief. 163. 528 S., Tab. 258. **(Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер. 1989. Вып. 144. 38 с., 12 табл.; 1988. Вып. 163. 528 с., 258 табл.)**

I. T. VASSILCHENKO. (*A REVIEW*). THE FLORA OF IRAN. N 144, 1989; N 163, 1988

Как это принято в издании «Flora Iranica», каждый выпуск сопровождается «Введением», в котором обсуждаются общие вопросы систематики таксонов, вошедших в данный выпуск, приводится список основной литературы, касающийся содержания выпуска. Здесь довольно полно учтены и труды советских ботаников, занимавшихся изучением семейства.

В небольшом выпуске (38 страниц), посвященном подсемейству *Paronychioideae*, мы находим 13 родов в основном тексте и 1 род в дополнении. Из них 5 родов (*Sphaerocoma, Gymnocarpos, Paronychia, Herniaria, Sclerocephalus*) обработаны M. N. Chaudri (Islamabad). В этих небольших по объему родах только в роде *Paronychia* (5 видов) автор обнаружил 3 эндема. Роды *Cometes, Pteranthus, Polycarpon, Podocarpaea, Loeflingia*, обработанные K. H. Rechinger, представлены лишь по 1 виду, распространенному и за пределами «Flora Iranica», и лишь в роде *Telephium* выявлено 3 вида (из них 1 эндемик). Роды *Spergularia* (1 вид), *Spergula* (2 вида) обработал J. A. Ratter (Edinburg). Большой интерес представляет род *Kabulia* Bor. et C. Fischer (1939), Indian Forester 55 : 60, пока еще неопределенного положения в системе, включающий 1 вид (*K. akhtari*). В дополнительном тексте выпуска приведен подробный анализ этого рода и вида и дана прекрасно выполненная таблица с изображением не только общего вида, но и деталей цветка плода, листьев и прилистников. Для видов же, вошедших в основной текст, даны лишь фотографии их общего вида.

Остановимся на содержании второй части рассматриваемого семейства (*Caryophyllaceae* II), охватывающей подсемейства *Alsinoideae* и *Silenoideae* в составе 44 родов.

В подсемейство *Alsinoideae* вошло 15 родов, из них 14 родов обработал Rechinger и 1 (*Cerastium*) — W. Möschl (Graz). Довольно крупным оказался род *Arenaria* — 26 видов, в том числе 10 эндемичных. В роде *Minuartia* (29 видов) выявлено 16 эндемиков и описано 3 новых вида. В роде *Stellaria* из 16 видов обнаружено 2 эндемика и 1 новый вид. В роде *Mesostema* из 3 видов 2 оказались эндемичными, а для вида *M. kotschyanum* описано 5 эндемичных подвидов; в роде *Pentastemonodiscus* учтен 1 эндемик. Что касается рода *Cerastium*, то среди 30 видов этого рода эндемичным является 1. В роде *Holosteum* описан 1 новый, он же эндемичный вид. Весьма интересным оказался род *Buffonia*, в котором из вошедших во «Flora Iranica» 14 видов эндемичны 12.

В подсемействе *Silenoideae* из 44 родов особенно богат эндемиками род *Dianthus* с его 43 видами (обработал Rechinger): 25 видов и все подвиды вошли

в группу эндемиков, а 2 вида описаны как новые. В роде *Petrorhagia* среди 7 видов выявлено 2 эндемичных, а в роде *Saponaria* — из 11 видов 6 эндемиков. Крупный род *Gypsophila* (обработал Rechinger) также оказался насыщенным эндемиками: среди 47 видов этого рода учтен 21 эндемичный вид и 1 вид описан как новый, как и подрод *Kabulianthe*. Эндемики учтены и в таких родах, как *Allochrusa* (из 4 видов 2 эндемичны), *Octonophila* (оба вида эндемичны), *Diaphanoptera* (из 6 видов 5 эндемичны, 1 вид новый).

Большая авторская работа была проведена по роду *Acanthophyllum* (обработан H. Schiman-Creika при участии Rechinger) — из 56 видов этого рода, вошедших в рассматриваемый нами выпуск, приведено 38 эндемов и 12 новых видов и новых комбинаций.

Особое внимание следует обратить на род *Silene* с его 150 видами (обработан V. Melzheimer). В этом роде оказалось 60 эндемичных видов и подвидов и 17 новых видов и подвидов. Как уже упоминалось выше, для каждого более или менее крупного рода авторы дают расширенное «Введение» — комментарии, в которых освещаются особенности структуры вегетативных и генеративных органов представителей данного рода, закономерности их географического распространения, другие биологические сведения, внутриродовая классификация и указания по правильному использованию определительных таблиц, нередко построенных по grex-структуре. Вот такое «Введение» и дал Melzheimer для всех 23 секций рода *Silene* с приведением различных рисунков, наглядно поясняющих текст. Это «Введение» заняло 30 страниц в обработке названного автора.

Таким образом, из 562 видов 48 оказались новыми и 188 эндемичными. Описано также 2 новых рода (из 59).

В заключение скажем, что в рассмотренном выпуске мы находим много родов, общих с «Флора СССР», что существенно расширяет наши познания о них. А если учесть тщательно разработанные ключи для определения секций, родов и видов, крайне содержательные комментарии к семействам и отдельным родам, наконец, обилие иллюстраций, то нельзя не пожелать организации перевода *Caryophyllaceae* I—II на русский язык или издания копии этих выпусков.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 15 III 1990.

УДК 019.941.002.01 : 574.3 : 582.46

Т. В. Пааль, Я. Л. Пааль. Структура ценопопуляций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. — Таллинн: Валгус, 1989. 212 с. Т. 400 экз. Ц. 2 р. 10 к.

Yu. A. ZLOBIN, B. M. MIRKIN. *T. V. PAAL, YA. L. PAAL.* THE STRUCTURE OF *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L. COENOPOPULATIONS. 1989

Исследования популяций растений в настоящее время стали очень популярными. Фитоценология переживает своего рода «популяционный бум», потеснивший гармоничность развития ее остальных разделов. Достигнутый уровень разработки теоретических вопросов, вполне самостоятельный объект и широкий контингент исследователей делают целесообразным понимание учения о популяциях как самостоятельной науки — демографии растений.

Информация о ценопопуляциях оказывается полезной во многих отношениях. Она позволяет оценивать состояние вида в сообществе, выявлять сукцессионные

тенденции ценозов, находить оптимальные подходы к охране и прогнозировать состояние популяций редких видов и т. д. Рецензируемая работа представляет пока достаточно редкий ресурсоведческий аспект демографии растений, что делает ее актуальной. Общий высокий методический уровень работы определяет ее ценность не только как источника сведений о важном лекарственном и пищевом растении — бруснике, но и как некий образец монографического исследования и других видов растений. Методический уровень ботанического ресурсоведения в нашей стране остается пока невысоким и, как следствие, приводит к серьезным ошибкам в оценке запасов ресурсных растений и установлении норм их отчуждения из естественных сообществ. Увы, не единичны случаи, когда одни и те же виды (например, валериана лекарственная) в некоторых регионах из числа рекомендованных к заготовке перекочевывали на страницы «Красных книг».

Рецензируемая монография состоит из введения, 9 глав и заключения. Оглавление, подписи под иллюстрациями и заголовки таблиц дублированы на английский язык. На этом же языке приведено обширное (свыше 10 страниц) резюме, что, конечно, расширяет круг пользователей книгой. Работу с ней облегчает очень строгая форма построения глав, в состав каждой из которых входят разделы: материал и метод, конкретные результаты исследования, выводы. Напротив, затрудняет работу с книгой низкий уровень полиграфического исполнения и невысокое качество бумаги, хотя редакционная подготовка безупречна. В книге практически нет искажающих смысл неясностей или опечаток.

Глава 1 содержит характеристику климата, рельефа, почвы, флоры и растительности заповедника «Кивач», где изучались ценопопуляции брусники. Исследование было выполнено на 10 пробных площадях, представленных в основном сосняками чернично-зеленомошной серии. Кроме того, в число изучаемых сообществ были также включены сосняки лишайниково-вересковые и заболоченные. Таким образом, в распоряжении авторов был достаточно представительный ряд местообитаний брусники, хотя его суженность за счет исключения ельников с брусникой несколько снижает монографичность работы. С позиций ресурсоведения было бы целесообразно иметь параллельно с пробными площадями на заповедной территории их аналоги в условиях заготовки сырья брусники.

Основные особенности пробных площадей охарактеризованы в виде таблиц, в которых сведены данные о древостое (его составе, возрасте, высоте и полноте), положении пробных площадей в рельефе, почве, покрытии брусники. Ассоциация сосняк брусничный зеленомошный представлена четырьмя пробными площадями, остальные — по одной. Это Pinus—Calluna—Vaccinium—Pleurozium, Pinus—Calluna—Vaccinium—Cladonia, Pinus—Vaccinium—Calluna—Cladonia, Pinus—Myrtillus—Vaccinium—Pleurozium, Pinus—Ledum—Sphagnum и Pinus—Herbosa—Vaccinium—Polytrichum. Заметим, что названия ассоциаций по составу доминантов стали бы более информативными, если бы авторы привели таблицу со списками видового состава сообществ, в которых изучалась брусника.

Глава 2 содержит материалы по фенологии брусники и росту ее побегов. Фенологическое развитие брусники охарактеризовано очень полно: указаны время наступления и окончания набухания почек, их распускания, весеннего роста побегов, цветения, созревания ягод. Приведены и количественные показатели: число цветков в кисти, вес одной ягоды и вес 100 ягод. Последний показатель характеризует партии ягод как сырья. Правда, авторы не обсуждают его особенности. К сожалению, они прошли и мимо фактов расхождения (иногда более чем в 2 раза) числа цветков и числа ягод в кисти. Для сырьевого растения очень важно знать реальные причины сниженного плодозавязывания: вызваны ли они дефицитом пыльцы, недостатком ресурсов у материнских особей или неблагоприятными погодными условиями. Очень интересные номограммы,

показывающие обусловленность фенофаз температурными условиями, пожалуй, перегружены информацией. Для ботанического ресурсоведения представляли бы практический интерес более простые номограммы для фазы полного созревания ягод и развития листьев (те и другие заготовляются в качестве сырья), позволяющие прогнозировать соответствующие хозяйственные мероприятия.

Рост побегов авторы характеризуют с помощью упрощенных линейных функций, которые они техникой регрессионного анализа проверяли на зависимость от погодных условий вегетационного периода и типа ценопопуляций. Этими методами такой зависимости четко установить не удалось. Тем не менее рецензенты полагают, что при таком богатстве исходного материала (разные типы местообитаний, 10-летние наблюдения, включающие годы с разными гидротермическими условиями, которые, правда, прямо нигде авторами не приведены, а в табл. 4 смазаны усреднением) эти зависимости было бы можно обнаружить и аппроксимировать, используя два приема. Во-первых, вычислить основные морфометрические показатели, характеризующие рост и биопродукцию брусники: абсолютную скорость роста, относительную скорость роста, нетто-ассимиляцию для всех пробных площадей и всех лет наблюдений. Здесь можно было использовать опыт И. В. Кармановой (1970, 1976). Во-вторых, применить к этому материалу двухфакторный дисперсионный анализ. Использованные авторами статистические подходы позволили здесь лишь скользнуть по поверхности явлений. Не способствовала выявлению функциональных зависимостей и осуществленная в работе редукция экологического ряда всего до четырех пробных площадей: 4, 5, 9 и 10. Как видно из табл. 1, пробные площади 4 и 5 — это одна и та же ассоциация с различием проективного покрытия брусники всего в 1 %, что вряд ли достоверно, а площади 9 и 10 — это сосняки сфагновые и долгомошные, т. е. переувлажненные. Исходный репрезентативный экологический ряд при обработке материала сведен по существу всего к двум ступеням. Таким образом, напрашивается вывод, что для поставленной в данном разделе задачи (с. 42) авторами был выбран как неадекватный материал, так и недостаточно мощные статистические методы.

В методическом отношении наиболее интересна глава 3, в которой центральное место занимает анализ способов рендомизации заложения пробных площадей. Авторами описаны четыре метода учета урожая ягод. Надо заметить, что применяемые рендомизированные методы более громоздки и трудоемки по сравнению с регулярным способом заложения пробных площадей, а их преимущество над таким способом авторами не доказано, так как он ими и не испытывался. Доказать же «объективность» (с. 53) новых авторских методов, которые все одинаково являются выборочными, мог не способ их сопоставления между собой в дисперсионном анализе, а сравнение со сплошным учетом урожая ягод. Другого пути здесь быть не может. Это тем более очевидно, что из-за контагиозного характера размещения парциальных кустов брусники даже достаточно больших пробных площадок 0.5×0.5 м при выборочном рендомизированном методе для достижения 95%-ной статистической надежности нужно не менее 89—207.

Глава 4 «Влияние фитогенных полей деревьев на плодоношение брусники» содержит в качестве основного вывод о том, что распределение деревьев слабо сказывается на размере урожая ягод брусники. Это вполне понятно: кроны сосен ажурны, а корневая конкуренция в анализируемых авторами трех пробных площадях, одинаково приуроченных к зеленомошным соснякам, выражена слабо и является равномерно диффузной. В сосняках другой трофности, меньшего возраста и с наличием окон в древостое картина могла быть иной.

В главе 5 рассмотрена заболеваемость брусники и поражение ее вредителями. В условиях заповедника «Кивач» наиболее распространенным грибным паразитом брусники являлась *Gibbera vaccinii* и 15 видов насекомых-фитофагов, из которых чаще всего поражал бруснику Rhopobota naevana. Данные о заметном

варьировании заболеваемости и поражаемости брусники по годам, к сожалению, не позволили авторам установить, какие именно погодные режимы благоприятствуют эпифитотиям и вспышкам численности насекомых-вредителей. Подмечено только, что массовому распространению насекомых-фитофагов благоприятствует предварительное заражение брусники грибными паразитами.

Для ягодного сырьевого растения брусники устойчивость плодоношения по годам и участкам очень актуальна. Авторы анализу этой проблемы отвели главу 6. Они достоверно установили, что в пределах популяций брусники выделяются отдельные клоны, отличающиеся устойчивыми высокими плодоношениями. Надо думать, что это связано с генетическими предпосылками. Для выявления погодичного варьирования урожая ягод авторы использовали иерархический дисперсионный анализ и парные корреляции. Но в обработку были включены данные по плодоношению всего за 3 года. Динамический ряд слишком короткой и сверхсложные статистические приемы не могут вести дальше тривиального вывода о колебаниях урожая по годам. Для более содержательных в биологическом отношении заключений необходимы не менее чем 10—15-летние периоды наблюдений. Интересен вывод о тенденции положительной связи между максимальными урожаями и их вариацией от года к году. Там, где урожай низок, он оказывается устойчивым.

Глава 7 — одна из наиболее обширных в монографии. В ней исследуется распределение (или, как теперь стали писать, аллокация) органических веществ между различными надземными частями побегов брусники. Прежде всего авторы делают попытку рассмотреть зависимость размера надземной фитомассы брусники от возраста древостоя. На первый взгляд, у них для этого есть основание: пробные площади №№ 1—10 упорядочены по возрасту сосны от 35 до 76 лет. Но одновременно они же представляют собой эколого-ценотический ряд от сухого сосняка с вереском и лишайниками до влажного сфагнового, что не позволяет прямолинейно «в лоб» подойти к материалу. Разумеется, определенную информацию с помощью двухфакторного дисперсионного анализа можно было извлечь и в этом случае. Вызывает удивление, что авторы прибегают здесь к корреляционному анализу и делают заключение,что величина биомассы брусники не зависит от возраста древостоя. Этот вывод кажется мало убедительным. В данном случае, как и в ряде других, авторы не проявляют чувства «такта» в подборе исходных данных и выбора адекватного метода статистической обработки для решения конкретной биологической задачи.

В этой же главе показана сравнительная устойчивость аллометрических соотношений фитомассы у брусники: молодых и старых листьев, молодых и старых побегов и т. п. Интересны и содержательны сопоставления распределения биомассы брусники, произрастающей в разных регионах Советского Союза.

В главе 8 авторы обсуждают возрастной состав надземных побегов брусники. Выявлены соотношения побегов брусники разного возраста в ее популяциях, свидетельствующие об интенсивной возобновляемости брусники в лесах Карелии.

Глава 9 содержит материалы по горизонтальному размещению побегов брусники. Показано, что в целом для побегов брусники характерно контагиозное размещение. Равномерность размещения увеличивается только на участках с большими выходами фитомассы брусники. Это достаточно тривиальное заключение. Более тонкую структуру популяций брусники, связанную с тем, что это растение формирует клоны, авторы не изучали, хотя цикл работ финского исследователя E. Oinonen (1967, 1970) мог бы служить хорошей платформой для этого.

В кратком «Заключении» авторы подчеркивают важность детального стационарного изучения популяций ресурсных растений. Полностью присоединяясь к этому мнению, рецензенты полагают, что такие исследования должны опираться на исключительно тщательно подобранные постоянные пробные площади, в них не должна допускаться непродуманная редукция материала,

включаемого в обработку и анализ, а сама обработка должна вестись на основе глубокого знания биологии изучаемого растения адекватными статистическими методами. Книга эстонских исследователей заслуживает положительной оценки как первый опыт монографического исследования ресурсного растения и служит хорошей отправной точкой для совершенствования методологических и методических основ таких работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карманова И. В. О некоторых количественных методах определения продуктивности растений // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 12. С. 1812—1819. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 222 с. — *Oinonen E.* Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in Finland in the light of dimensions in the age of its clones // Acta Forest. Fenn. 1967. Vol. 83, N 1. P. 1—37. — *Oinonen E.* Clone stands of forest plants as aids for estimating the age of roads // Silva Fenn. 1976. Vol. 4, N 3. P. 189—201.

Ю. А. Злобин, Б. М. Миркин.

Сумский сельскохозяйственный институт,
Сумы,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 21 XI 1989.

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.2/.3

I ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ. ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ»

N. V. BELOVA. THE FIRST ALL-UNION CONFERENCE «THE CHEMOTAXONOMICAL STUDY OF SPORE PLANTS AND FUNGI. ACHIEVEMENTS AND PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT»

I Всесоюзное совещание «Хемотаксономическое изучение споровых растений и грибов. Достижения и перспективы развития» проходило в г. Киеве с 16 по 18 мая 1990 г. Инициатором и организатором его был Институт ботаники АН УССР. В совещании приняли участие ученые из ведущих биологических институтов страны, работающие в области хемосистематики.

В кратком вступительном слове председатель оргкомитета чл.-кор. АН УССР **С. П. Вассер** отметил, что современная систематика являет собой новый синтез биологических знаний, и стратегия ее развития состоит в обеспечении сбалансированного гармоничного ее роста, в оплодотворении ее идеями и методами смежных наук.

Действительно, последние десятилетия характеризуются развитием новых методологических подходов к систематическим исследованиям. Среди них важное место принадлежит хемосистематике, использующей богатый арсенал сведений о химическом составе растений и грибов. Аргументы, базирующиеся на химических данных, ценны тем, что дают возможность иного подхода к проблемам систематики, нежели органически присущие ей методы, и тем самым обогащают ее методологическую сущность.

В первый день состоялись доклады, посвященные достижениям и перспективам использования белков и нуклеиновых кислот в таксономических и популяционных исследованиях грибов (**Ю. Т. Дьяков, А. В. Шнырева**), оценке таксономической значимости некоторых признаков у почвенных меланинсодержащих микромицетов (**Н. Н. Жданова, А. И. Василевская**), современным направлениям в хемосистематике лишайников (**Е. А. Вайнштейн**). Большой интерес вызвал доклад **С. А. Булата,** предложившего оригинальный метод идентификации организмов на основе полимеразной цветной реакции. На состоявшемся во второй половине дня заседании круглого стола под председательством Ю. Т. Дьякова были рассмотрены теоретические и методологические вопросы хемосистематики в целом.

Второй и третий дни работы совещания были посвящены слушанию и обсуждению результатов хемотаксономических исследований, выполненных на различных биологических объектах — синезеленых, зеленых, красных и бурых водорослях, базидиальных грибах, некоторых таксонах лишайников, с использованием в качестве химических маркеров как низкомолекулярных соединений — алкалоидов, стероидов, жирных кислот и пигментов, так и высокополимерных — гидролитических и окислительных ферментов, гликопротеинов, полисахаридов и других веществ.

Совещание показало, что хемотаксономические исследования, как правило,

проводятся физиологами, биохимиками и химиками и охватывают широкий круг вопросов, связанных с поиском и использованием химических, биохимических и физиологических данных в качестве таксономически значимых критериев у организмов различных систематических уровней — от вида до отдела. В работах используются результаты, полученные с помощью разнообразных хроматографических (от ТСХ до HPIC), электрофоретических и спектральных методов.

В то же время наибольший интерес и удовлетворение вызвали доклады, в которых постановка задачи исследования и его выполнение представляли синтез аргументов систематика и результатов химических исследований, такие как «Род лишайников *Cetrelia* Culb. et C. Culb. как пример эволюционной хемосистематики» (**Т. В. Рандлане, А. Ю. Сааг**), «О таксономической значимости алкалоидов псилоцибина и мускарина для базидиомицетов рода *Inocybe* (Fr.) Fr. (сем. *Cortinariaceae* Heim ex Pouz.)» (**Л. С. Гуревич, Э. Л. Нездойминого**) и др.

Совещание отметило, что хемосистематические исследования споровых растений и грибов отстают в темпах развития от хемосистематики высших растений, рассмотрению вопросов которой было посвящено в СССР три совещания (Ялта, 1979, 1982; Звенигород, 1986). Это связано прежде всего с отставанием развития самой систематики споровых растений и грибов, что в свою очередь не стимулирует интерес химиков, предпочитающих работать с точно идентифицированными объектами; немаловажную роль играет недостаточное инструментально-приборное обеспечение ботанических учреждений, в которых выполняются хемотаксономические исследования.

Заключительное заседание проходило под председательством С. П. Вассера. Выступившие положительно оценили работы, представленные на совещании, отметив необходимость дальнейшего развития хемотаксономических исследований. Были высказаны пожелания о проведении рабочих семинаров, посвященных использованию математического аппарата в систематических исследованиях, генетических и биохимических подходов к решению таксономических вопросов. Слабой стороной в работе совещания было отсутствие на нем систематиков-альгологов и микологов.

Участники совещания выразили благодарность сотрудникам Института ботаники за инициативу по организации совещания и издания тезисов докладов на двух языках — русском и английском. Можно надеяться, что совещание будет способствовать объединению и координации усилий исследователей, работающих в области систематики споровых растений и грибов.

Н. В. Белова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 VI 1990.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the All-Union Botanical Society. Its main task is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Soviet and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

Ботанический журнал является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: Обзорные статьи, Оригинальные статьи, Сообщения, Систематические обзоры и новые таксоны, Флористические находки, Охрана растительного мира, Методика ботанических исследований, Числа хромосом, Юбилеи и даты, Потери науки, Критика и библиография, Хроника, Информация о деятельности ВБО, Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи советских (как правило, членов ВБО) и иностранных авторов на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать фамилию, имя, отчество и адрес автора, его специальность, ученую степень и звание, членство в ВБО. В конце статьи должно быть указано полное название учреждения, в котором выполнена работа. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать: для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; в разделе «Критика и библиография» — не более 5—6 с. В этот объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

4. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

5. Вся разметка в статье, а именно: выделение курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской 1 и букв П и Ш, обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

7. В таксономических статьях при названии видов и из синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

8. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИН и т. п.

9. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: (Комаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)». Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаева, 1978; Стариков, Бублин, 1980). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников, даваемом в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

10. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы» и оформляется согласно ГОСТу 7.1—84.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и др. подобных написаниях (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — работы, напечатанные на английском, французском и др. подобных написаниях (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора или авторов ставятся после фамилий; если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала, год, номер тома и выпуска (арабскими цифрами), число страниц (от—до). Например: *Дорофеев П. И.* Плоды *Trapella* (*Trapellaceae*) из неогена СССР // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 7. С. 883—888.

Для книг приводятся фамилии и инициалы автора, полное название книги, место издания и издательство, число страниц (всего). Например: *Исаченко А. Г.* Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 264 с.

Ссылки на Труды, Тезисы и коллективные монографии даются так: *Пылаева И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В.* Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом: *Сподобцева Н. И.* Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 20 с.

11. Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «Таблица» сокращается, например: табл. 2.

12. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые.

Рисунки в тексте нумеруются арабскими цифрами в порядке первого упоминания их в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расста-

новки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.); таблицы на вклейках нумеруются римскими цифрами.

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к таблицам-вклейкам, рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

13. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

14. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно название статьи, фамилии авторов и текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь УДК, аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме и аннотации определяется объемом статьи, но он не должен превышать 15 строк на машинке.

15. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливает печатания статьи.

16. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

CONTENTS

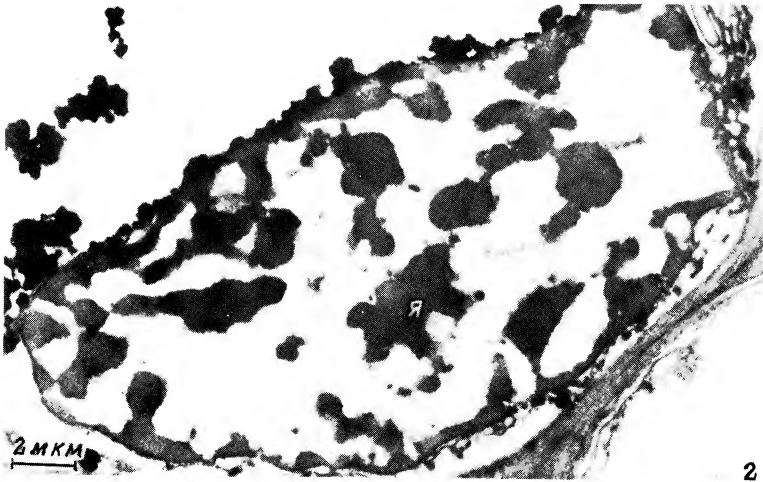


Таблица 1. Фрагменты клетки мезофилла хвои текущего года двухлетнего проростка *Pinus strobus*.

1 — контрольное растение; *2* — опытное растение, 3-я стадия деградации; после фумигации SO_2 ежедневно в течение 2 ч в продолжение 5 дней. *кр* — крахмал, *м* — митохондрия, *х* — хлоропласт, *я* — ядро. *Стрелкой* показана инвагинация ядерной оболочки. Шкала: *1* — 1 мкм, *2* — 2 мкм.

1/2I Зак. 781

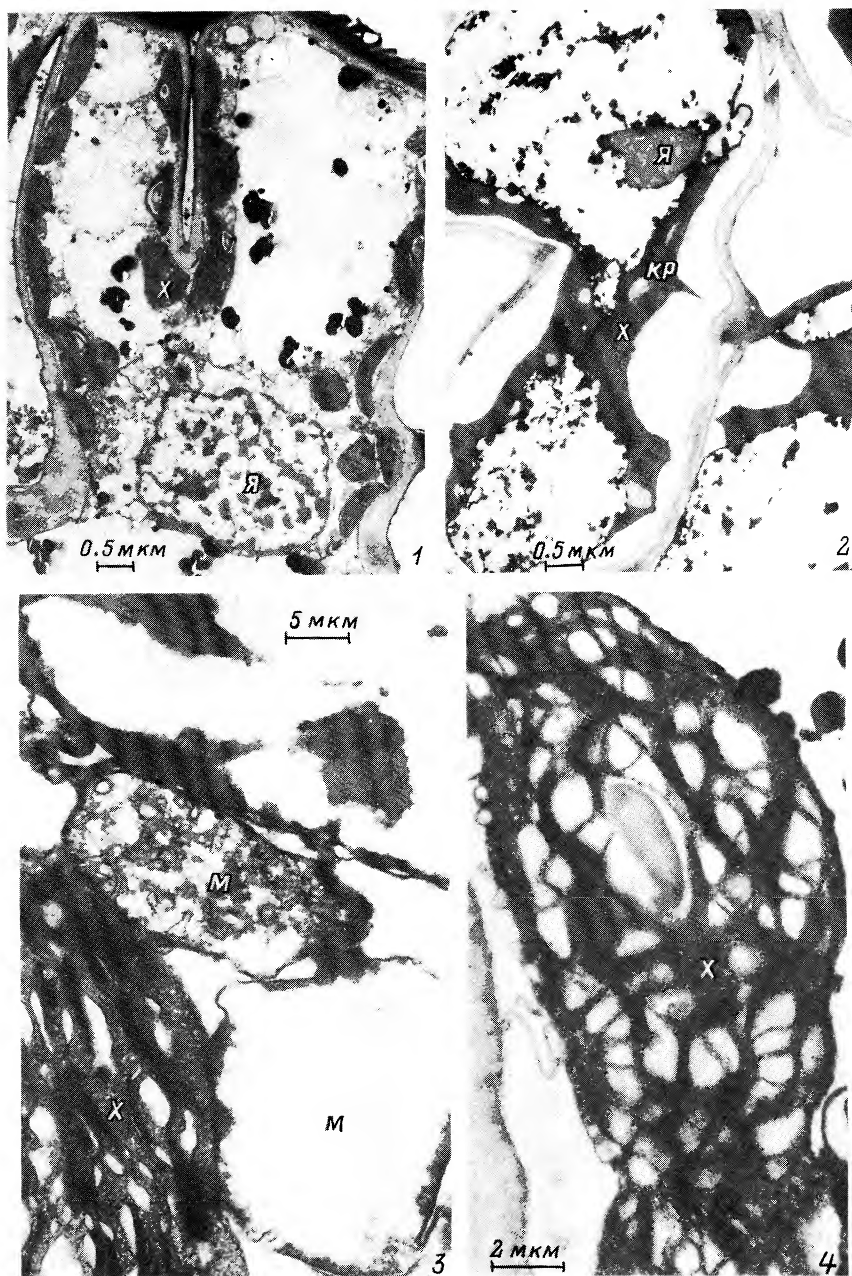


Таблица II. Фрагменты клетки мезофилла хвои текущего года двухлетнего проростка опытного растения *Pinus strobus* после фумигации SO_2 ежедневно в течение 2 ч в продолжение 5 дней.

1 — 1-я стадия дегенерации, *2* — 3-я стадия дегенерации, *3, 4* — 2-я стадия дегенерации. Обозначения те же, что и в табл. I. Шкала: *1, 2* — 0.5 мкм, *3* — 5 мкм, *4* — 2 мкм.

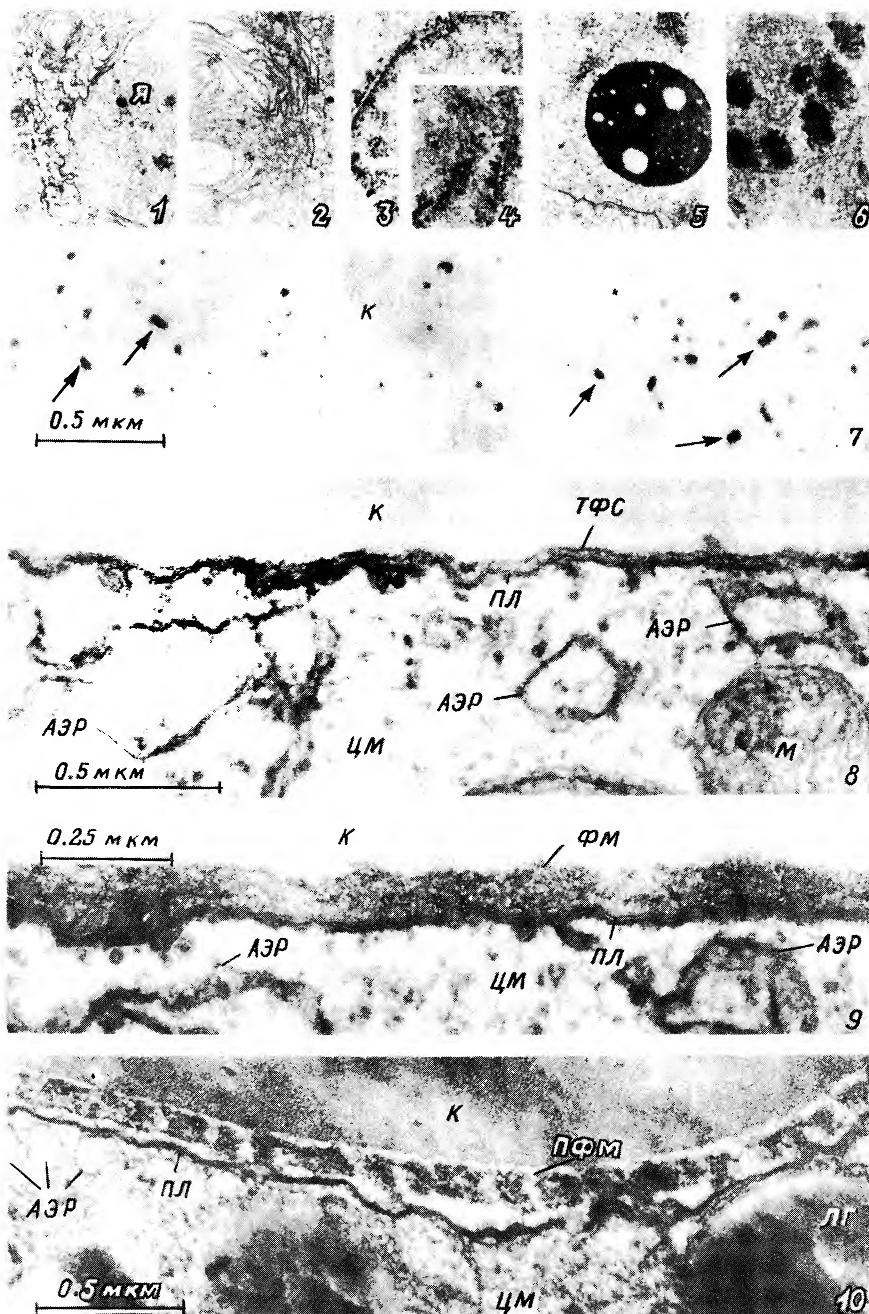


Табл. 1. Мейоз в материнских клетках пыльцы (МКП) и ранние стадии развития примэкзинового матрикса микроспор у *Magnolia delavayi*.

1–5: зиготена в МКП; *1–2* — скопление мультимембранных образований в цитоплазме мейоцита; *3–4* — синаптонемные комплексы; *5* — ядрышко мейоцита с полостями; *6* — митотическое деление ядра тапетальной клетки; *7* — фрагмент каллозной оболочки между двумя юными микроспорами с осмиофильными частичками (*стрелки*); *8* — инициация примэкзинового матрикса: тонкий фибриллярный слой вдоль плазмалеммы; *9* — дальнейшее развитие матрикса: фибриллярный слой хорошо выражен; *10* — появление радиальных просветов на некоторых участках примэкзинового матрикса на стадии средних тетрад. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *к* — каллоза, *лг* — липидная глобула, *м* — митохондрия, *пл* — плазмалемма, *пфм* — прерывистый участок фибриллярного матрикса, *ск* — синаптонемные комплексы, *тфс* — тонкий фибриллярный слой, *фм* — фибриллярный матрикс примэкзины, *цм* — цитоплазма микроспоры, *я* — ядро. *1* — ×2000; *2* — ×2500; *3–6* — ×3500.

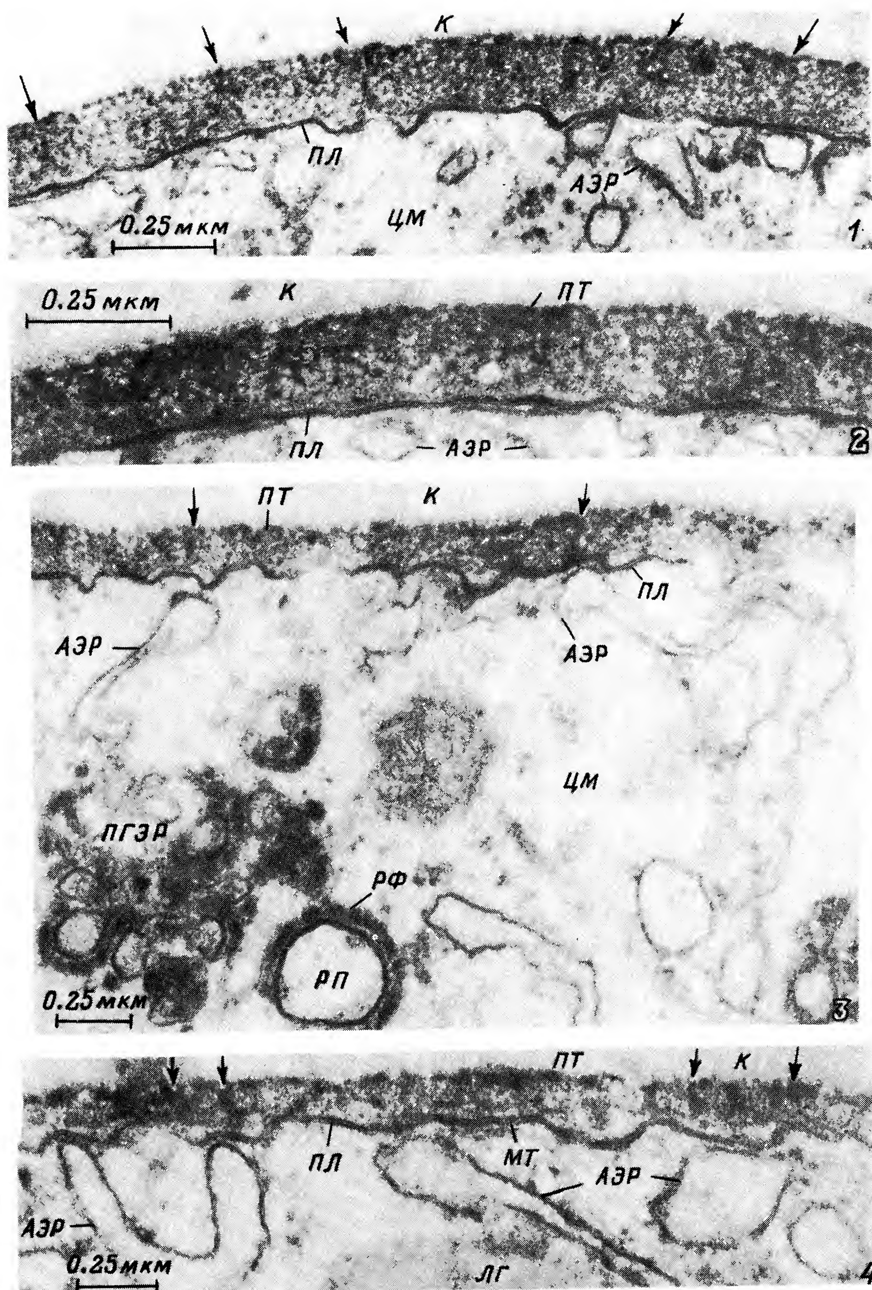


Табл. II. Дифференциация примэкзинового матрикса в поздних тетрадах *Magnolia delavayi* и заложение в нем примэкзины.

1—3 — появление зернисто-гранулярных компонентов в примэкзиновом матриксе (узор, близкий к гексагональному). В толще матрикса видны проколумеллы (*стрелки*), а на поверхности матрикса — осмиофильный протектум; *3—4* — ассоциация проколумелл (*стрелки*) и подходящих к ним из цитоплазмы цистерн АЭР, а также (*3*) почкующиеся элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума (*гэр*). *мт* — пучок микротрубочек, *пгэр* — почкующийся *гэр*, *пт* — протектум, *рп* — ретикулярный пузырек, *рф* — рибосомный футляр. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

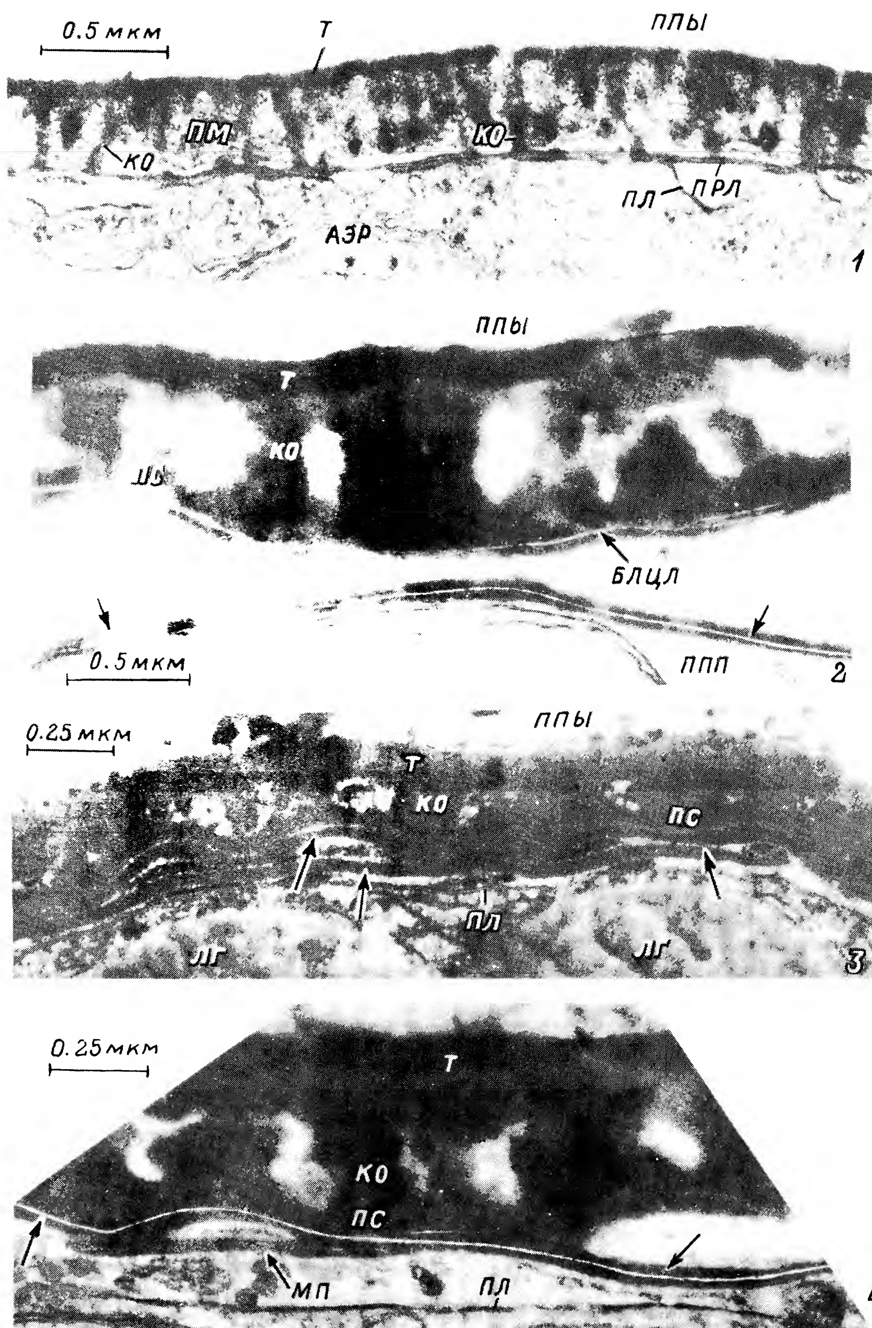


Табл. III. Формирование подстилающего слоя эктэкзины и ламелл эндэкзины в молодых свободных микроспорах *Magnolia delavayi*.

1 — юная свободная микроспора с уже четким колумеллятным рисунком экзины. В инвагинациях плазмалеммы видна примордиальная ламелла; *2* — значительно развившаяся колумеллятная экзина с утолщенными колумеллами, тектумом и подстилающим слоем, сформированным на примордиальной ламелле, внутри которой видна белая линия центральной ламеллятности (*блцл*). Формируется вторая ламелла эндэкзины (*стрелки*); *3—4* — дальнейшее развитие и сближение друг с другом ламелл эндэкзины (*стрелки*) и прогрессивное пропитывание экзины спорополленином. *ко* — колумелла, *мп* — мембранный пузырек, *пм* — примэкзиновый матрикс, *ппп* — периплазматическое пространство, *ппы* — полость пыльника, *прл* — примордиальная ламелла, *пс* — подстилающий слой, *т* — тектум. Остальные обозначения те же, что и на табл. I, II.

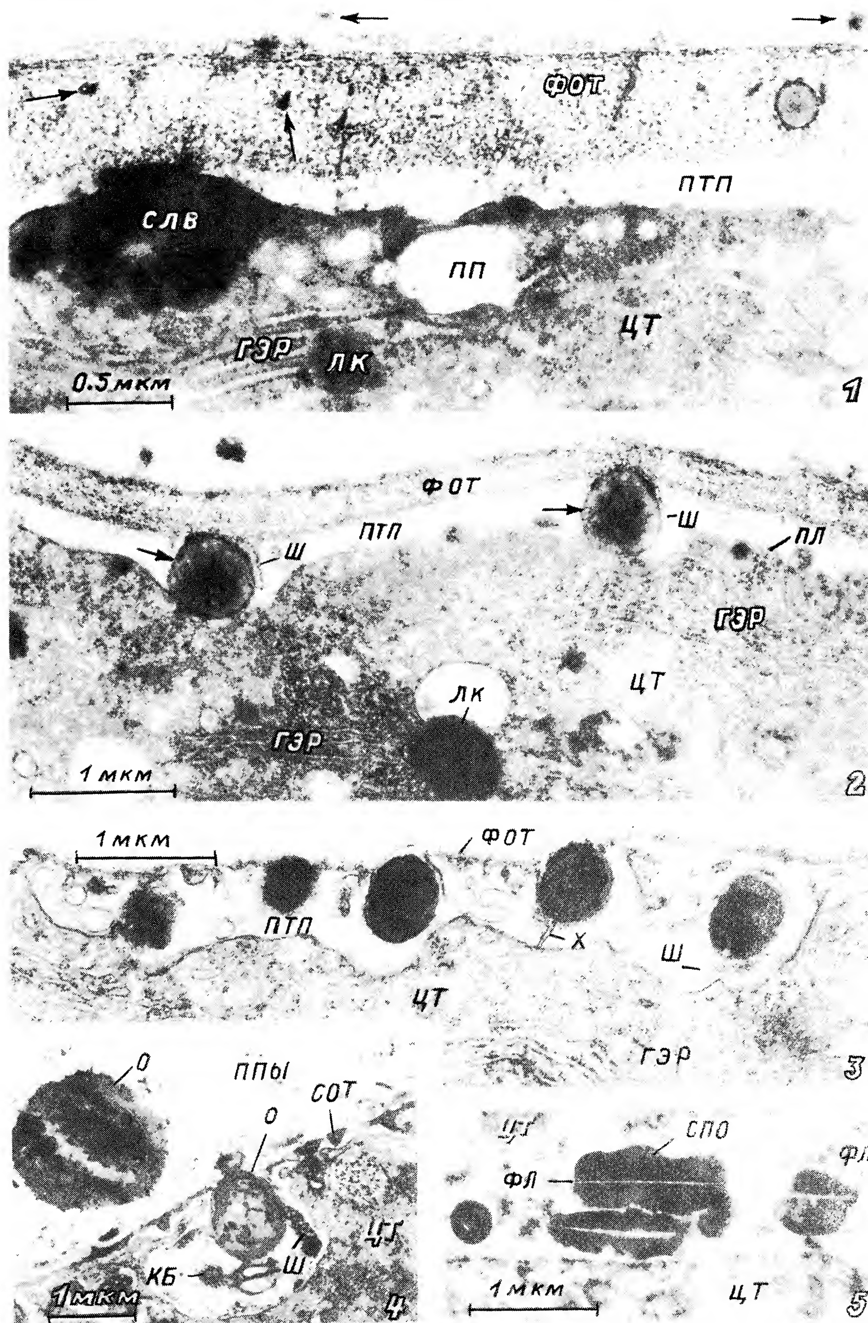


Табл. IV. Формирование в тапетуме *Magnolia delavayi* проорбикулярных глобул в течение тетрадного периода (*1—3*) и их превращение в орбикулы в начале посттетрадного периода (*4*).

1 — выделение липоидных капель на концах цистерн стопочного *гэр*, образование периферических полостей под плазмалеммой и их заполнение скоплениями липоидного вещества (соответствует стадии юных тетрад); *2* — выделение липоидных капель (*стрелки*) в перитапетальное пространство; поверхность капель одета «шлейфом» (соответствует стадии молодых тетрад); *3* — скопление проорбикулярных глобул в перитапетальном пространстве (соответствует стадии средних тетрад); *4* — проорбикула, одетая спорополлениновым футляром, в инвагинации плазмалеммы и орбикула, вышедшая в полость пыльника; *5* — образования, возникшие в результате полимеризации спорополленина на фрагментах мембран, лежащих вдоль радиальных стенок тапетальных клеток. *кб* — кристаллический белок, *лк* — липоидная капля, *о* — орбикула, *пп* — периферические полости, *птп* — перитапетальное пространство, *слв* — скопление липоидного вещества, *сот* — спорополлениновая оболочка тапетальной клетки, *спо* — спорополлениновое образование, *фл* — фрагмент ламеллы (виден как белая линия), *фот* — первичная фибриллярная оболочка тапетальной клетки, *х* — «хвостовой» отросток проорбикулы, *цт* — цитоплазма тапетальной клетки, *ш* — «шлейф» тонкоструктурированного вещества. Остальные обозначения те же, что и на табл. III.

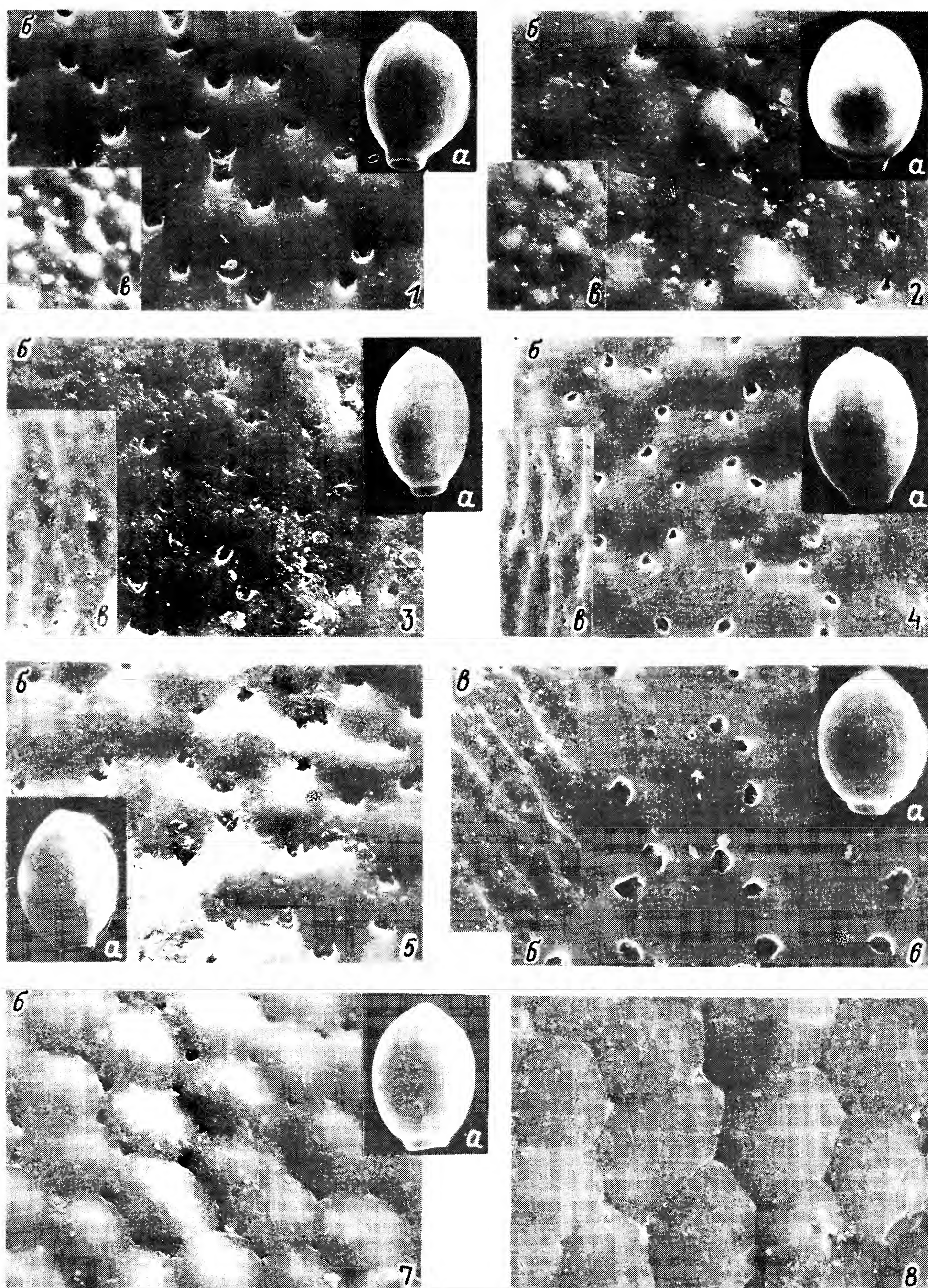


Таблица I.

Aldrovanda europaea, Табаки, Молдавия (*1*): *а* — семя, ×16; *б* — поверхность семенной кожуры (СК), ×800; *в* — участок СК с бугорчатой поверхностью (БП), ×300. *A. zussii*, Корчево (*2*): *а* — семя, голотип, ×16; *б* — поверхность СК, ×800; *в* — участок СК с БП, ×300. *A. dokturovskyi* (*3—5*): *3* — Ровец (Серебряный Ров): *а* — семя, голотип, ×16; *б* — поверхность СК, ×800; *в* — участок СК со струйчато-сетчатой структурой (ССС), ×300; *4* — Колодежный Ров: *а* — семя, ×16; *б* — поверхность СК, ×800; *в* — участок СК с ССС, ×300; *5* — Нижнинский Ров: *а* — семя, ×16; *б* — поверхность СК, ×800. *A. borysthenica*, Нижнинский Ров (*6*): *а* — семя из типовой коллекции, ×16; *б* — поверхность СК, ×800; *в* — участок СК с ССС, ×300. *Aldrovanda* sp. 1, Нижнинский Ров (*7*): *а* — семя, ×16; *б* — поверхность СК, ×800. *A. nana*, д. Бурносы (*8*), поверхность СК, ×800.

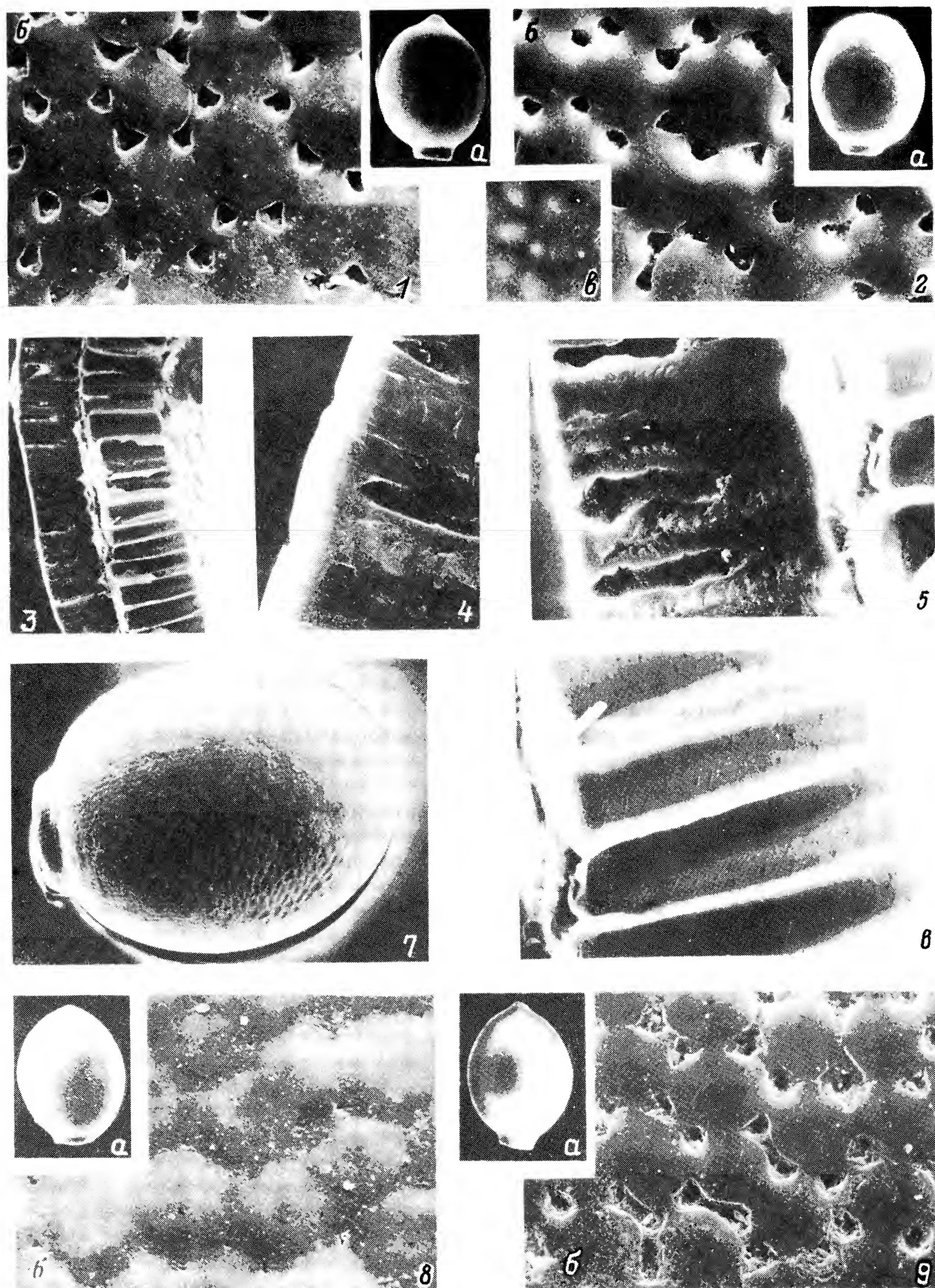


Таблица II.

Aldrovanda eleanorae, Холмеч (*1*): *а* — семя, ×16; *б* — поверхность СК, ×800. *A. vesiculosa*, Княжеводцы (*2—6*): *2а* — семя, ×16; *2б* — поверхность СК, ×800; *2в* — участок СК с БП, ×300; *3* — СК, скол, ×100; *4* — эпидерма с угловыми ямками на поверхности, ×1000; *5* — клетки эпидермы, ×500; *6* — клетки субэпидермы, ×500. *A. rugosa*, Николаево (*7*, *8* — один и тот же экземпляр, голотип): *7* — характер ССС поверхности СК, ×46; *8а* — семя, ×16; *8б* — поверхность СК в месте отсутствия ССС, ×800. *Aldrovanda* sp. 2, Мотоль (*9*): *а* — семя, ×16; *б* — поверхность СК, ×800.

СОДЕРЖАНИЕ

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 1. 1—160